DER CHEMISCHE SINN DER NUDIBRANCHIER

(Gastropoda Opisthobranchia)

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Luciano NAVONI

aus Lugano

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1972

1967

DER CHEMISCHE SINN DER NUDIBRANCHIER

(Gastropoda Opisthobranchia)

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Luciano NAVONI

aus Lugano

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1972

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. R. Geigy

Basel, 24. Oktober 1967

Prof. Dr. H. HUBER
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*
Bd. 79, Heft 4, Jahr 1972

CURRICULUM VITAE

Ich, Luciano Orlando Navoni, von Brè s/ Lugano (Tessin) wurde am 2. Mai 1933 als Sohn des Carlo Navoni und der Dalidia geb. Giambonini in Lugano geboren. Mein verstorbener Vater war Postbeamter in Lugano. Dort durchlief ich auch die Primar- und Sekundarschulen und absolvierte eine kaufmännische Lehre.

Von 1956-1959 besuchte ich die Maturitätskurse für Berufstätige der Stadt Basel, die ich mit der Reifeprüfung abschloss. Seither habe ich an der Universität Basel Zoologie als Hauptfach, Chemie, Physiologische Chemie und Botanik als Nebenfächer studiert.

Es wurden Vorlesungen und Kurse bei folgenden Dozenten besucht:

Bernhard, Bonjour, Brenner, Dahn, Erlenmeyer, Fallab, Flückiger, Freyvogel, Geiger-Huber, Geigy, Grob, Handschin, H. Huber, P. Huber, Jenny, Lang, Löffler, Nüesch, Portmann, Schenkel, Schmid, M. Staehelin, Stingelin, Wiesmann und Zoller.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt Basel und Stazione Zoologica Napoli.

Luciano Navoni

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546022_0048

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 4, nº 62: 1333-1379 — Février 1973

Der chemische Sinn der Nudibranchier *(Gastropoda Opisthobranchia)*

von

Luciano NAVONI

Mit 25 Abbildungen.

INHALT

I. Einleitung 1334
II. Nahrung und Fressverhalten 1335
III. Physiologische Versuche 1338
1. *Vorversuche mit Chemikalien* 1338
2. *Vorversuche mit Licht* 1344
3. *Vorversuche mit Nahrungsextrakten* 1345
4. *Hauptversuche* 1346
a. Stillwasser 1346
b. Strömungsversuche 1347
c. Amputationen 1356
IV. Histologie 1359
1. *Material und Methode* 1361
2. *Befunde* 1366
a. Das Wimperepithel 1366
b. Die Pinselzellen 1366
c. Die freien Nervenendigungen 1370
V. Diskussion der Ergebnisse 1371
Zusammenfassung 1373
Résumé 1374
Summary 1374
Literaturverzeichnis 1375

I. EINLEITUNG

Bei wasserlebenden Tieren kann man nur dort von Geruchs- und Geschmackssinn reden, wo die entsprechenden Rezeptoren morphologisch auseinandergehalten werden können. Das ist bei Gastropoden bisher nicht möglich (KOHN, 1961). Man vereinigt deshalb beide Sinne unter dem Sammelbegriff „Chemischer Sinn", an dessen Vorhandensein bei den Nudibranchiern nach den Arbeiten von STEHOUVER (1952) über *Aeolidia papillosa*, BRAAMS und GEELEN (1953) über *Aeolidia papillosa* und *Cratena aurantia* und COOK (1962) über *Rostanga pulchra* nicht gezweifelt werden kann. Die Untersuchungen von GRABER, 1889; NAGEL, 1894; AREY, 1917, 1918; JORDAN, 1917; CROZIER und AREY, 1919; AGERSBORG, 1922; PAINE, 1963; COAN, 1964; FRINGS, 1965, ergeben, dass dieser Sinn als chemischer Kontaktsinn bei allen untersuchten Ordnungen nachzuweisen ist. Chemische Wahrnehmung auf Distanz scheint dagegen bei den Nudibranchiern viel stärker ausgeprägt zu sein als bei den Tectobranchiern und Notaspiden, wo sie nur schwach oder überhaupt nicht vorkommt.

Ungewissheit und Uneinigkeit herrschen nach den bisherigen Untersuchungen über Sitz und Gestalt der Chemorezeptoren. Die vorliegende Arbeit versucht diese Lokalisation für verschiedene Familien der Nudibranchia und damit die Frage nach der Bedeutung von Rhinophoren (dorsales Fühlerpaar) und Labialtentakeln (mundnahes Fühlerpaar) zu klären. Dazu war es zunächst notwendig, das Vorkommen des chemischen Sinnes bei den untersuchten Arten zu bestätigen und sein Zusammenspiel mit den anderen Sinnen zu prüfen. Zu diesem Zweck wurden Experimente mit Chemikalien, Nahrungsextrakten und mit natürlicher, lebender Nahrung sowohl im Still-wie im Strömungswasser durchgeführt (1. Teil). Zur Lokalisation der Chemorezeptoren dienten Amputationsversuche (2. Teil). Im histologischen 3. Teil wird schliesslich durch Beobachtung lebender Gewebe und histologischer Präparate der Feinbau zweier Rezeptorarten dargestellt.

In Systematik und Nomenklatur der Opisthobranchier folge ich PRUVOT-FOL (1954). Bei Literaturauszügen und Zitaten sind alle Art- und Gattungsnamen unverändert übernommen worden.

Die Untersuchungen wurden an der Stazione Zoologica in Neapel durchgeführt. Mein herzlichster Dank gilt meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Portmann für die Problemstellung und die wertvollen Anregungen. Ferner gilt mein Dank Fräulein Dr. L. Schmekel für die Anregungen und Diskussionen, Herrn Dr. D. Rungger für die sprachliche Überarbeitung und dem ganzen Personal der Stazione Zoologica Napoli für die stete grosse Hilfsbereitschaft.

Material (Angaben zur Methodik finden sich zu Beginn der einzelnen Kapitel):

Alle Tiere stammen aus dem Golf von Neapel. Sie wurden an der Stazione Zoologica di Napoli auf ihrer natürlichen Nahrung in Aquarien oder Boverischalen

gehalten und nach einer von Art zu Art variierenden Fastenperiode hungrig für die Experimente verwandt.[1]

Eudoridacea:	*Glossodoris valenciennesi* (CANTRAINE, 1835)
	Jorunna tomentosa (CUVIER, 1804)
	Peltodoris atromaculata (BERGH, 1880)
	Polycera quadrilineata (O. F. MÜLLER, 1776)
Dendronotacea:	*Tritonia manicata* (DESHAYES, 1839/53)
	Doto coronata (GMELIN, 1791)
	Doto floridicola (SIMROTH, 1888)
	Phyllirhoe bucephala (PÉRON und LESSEUR, 1810)
Aeolidacea:	*Cratena peregrina* (GMELIN, 1791)
	Favorinus branchialis (RATHKE, 1806)
	Flabellina affinis (GMELIN, 1791)
	Limenandra nodosa (HAEFELFINGER und STAMM, 1958)
	Spurilla neapolitana (delle CHIAJE, 1823)
Coerulea:	*Trinchesia foliata* (FORBES and GOODSIR, 1839)
	Trinchesia coerulea (MONTAGU, 1804)
	Trinchesia granosa (SCHMEKEL, 1965)
	Capellinia exigua (ALDER und HANCOCK, 1848)
	Coryphella pedata (MONTAGU, 1815)

II. NAHRUNG UND FRESSVERHALTEN

Um physiologische Versuche mit adäquaten chemischen Reizen durchführen zu können, ist es unbedingt notwendig, die Nahrung der untersuchten Opisthobranchier zu kennen. Angaben in älteren Opisthobranchier-Arbeiten erweisen sich oft als falsch, weil als Futter die Alge oder das Tier angegeben wird, worauf die Schnecke gefunden wurde. Nur die direkte Beobachtung des Fressaktes kann zur sicheren Nahrungsbestimmung dienen. Neueste Arbeiten (HAEFELFINGER, 1962; THOMPSON, 1964; SCHMEKEL, 1966) vermitteln solche sichere Angaben. Trotzdem ist die Nahrung nur bei sehr wenigen Arten bekannt, da viele Opisthobranchier Nahrungsspezialisten sind. Erschwerend ist weiter der Umstand, dass die meisten

[1] Die Veröffentlichung von H. Wolter (1967) *Biologie und Sinnesphysiologie einiger Nudibranchier* ist mir erst kurz vor der Publikation dieser Arbeit und nach der Promotion bekannt geworden. Wolters Resultate stimmen weitgehend mit den meinen überein. Trotz dieser Übereinstimmung der Endergebnisse scheint mir die ungekürzte Publikation meiner Experimente und Befunde nützlich, weil sie mit anderer Methodik an überwiegend anderen Arten gewonnen wurden.

Nudibranchier sehr lange Zeit, manchmal wochenlang, fasten können, auch wenn sie auf ihrer sonst bevorzugten Nahrung sitzen. Ebenso wichtig wie die Kenntnis des bevorzugten Futters ist das Verhalten, das die Schnecke gegenüber der Beute zeigt, da dieses hilft, in künstlichen Futterangeboten das bevorzugte Futter zu erkennen. Für die zu Experimenten verwendeten Arten konnte ich in Bezug auf Verhalten und Nahrung folgendes feststellen:

Polycera quadrilineata ist auf Bryozoen angewiesen (*Bowerbankia gracilis* Leidy, *Bugula avicularia* L.). Ich konnte beobachten, wie ein Bugulazweig mit der Radula gesägt, ausgesaugt und am Schluss mit ausgestülptem Mund entzweigebrochen wurde. Von THOMPSON (1964) werden auch die Bryozoen *Callopora dumerili*, *Schizoporella unicornis*, *Electra pilosa* und *Membranipora membranacea* als Nahrung angegeben. *Limenandra nodosa* kann nur mit einer sehr kleinen Actinienart gefüttert werden. Sie wurde als *Bunodeopsis strumosa* (ANDRES, 1880) bestimmt (Dr. Hajo Schmidt; mündliche Mitteilung).

Spurilla neapolitana ist nicht wählerisch. Normalerweise frisst sie kleine Exemplare von *Aiptasia diaphana* Rapp, aber auch andere kleine Actinienarten. Bei der ersten Kontaktnahme ist das Tier sehr vorsichtig. Meistens wird die Beute zuerst von den nach vorn gestreckten Fühlern berührt; dabei bleiben diese für Bruchteile von Sekunden am Tentakel oder anderen Körperteilen der Actinie kleben, worauf sich beide Partner schlagartig zurückziehen. Je nach Gefährlichkeit und Grösse der Actinie und je nach Hunger der Schnecke folgt kurz darauf der Angriff mehr oder weniger heftig. Mit stark vorgeschobenem Kopfe und ausgestülpter innerer Mundpartie naht sich die Schnecke von neuem, wobei die Rhinophoren extrem kontrahiert werden, sodass sie als kleine Knöpfe auf dem Kopfe sitzen. Stark hungrige Tiere stürzen sich auf die Beute, sofern sie nicht zu gefährlich ist, und beginnen sofort zu fressen. Andere Tiere ziehen sich manchmal noch einige Male zurück. Wenn sie von Tentakeln irgendwo am Körper berührt werden, so wird nach dem Rückzug der Mund an die Stelle geschoben, wo die Berührung stattfand. Meist werden die Tentakel vollständig abgefressen, während vom Fuss je nach Grösse der beiden Tiere mehr oder weniger übrig bleibt. Hingegen wird keine Stelle zum Ansaugen bevorzugt. Die Reaktion der Actinie besteht aus starken, raschen Kontraktionen, die in den Angriffspausen langsamer und wellenförmig werden. Erst einige Zeit nach dem Festsaugen werden die Acontien ausgeworfen; ein Tier entleerte auch den Magen. Später lösen sich die Actinien vom Grunde ab und versuchen sich zu entfernen. Ist die Actinie gleich gross oder grösser als die Schnecke, so kann es auch vorkommen, dass sie die Schnecke frisst. Das ist aber selten der Fall, da nur Schnecken, die am Verhungern sind, sich an überlegene Actinien wagen. Nur die innere Mundpartie scheint gegen die Nesselwirkung immun zu sein, während die äusseren Epithelien sehr empfindlich sind. Vor allem die Fühler und Rhinophoren, die exponiert liegen, werden manchmal so stark verletzt, dass sie teilweise oder ganz verloren gehen. Eine Spurilla mit

solchen Verletzungen verhält sich bis zur Regeneration der verlorenen Teile, die meist rasch erfolgt, Actinien gegenüber äusserst vorsichtig oder passiv.

Wie *Spurilla* ernährt sich auch *Limenandra nodosa* von Actinien, nimmt aber nur die sehr kleine *Bunodeopsis strumosa* an. Auch winzige *Aiptasia diaphana*, die in der Grösse *Bunodeopsis* entsprechen, wie auch *Anemonia contarini*, die allerdings meist grösser als Bunodeopsis ist, werden abgelehnt, sodass diese Spezialisierung auch andern Faktoren als der Grösse der Beute zuzuschreiben ist. Das Angriffsverhalten entspricht im grossen ganzen dem von *Spurilla*. Dazu kommt noch eine typische Abwehrreaktion auf Berührung von *Bunodeopsis* an Fühlern oder Rhinophoren. Die ersten zwei Kolbenreihen werden ausgespreizt und mit der Spitze nach vorne gegen die Beute gerichtet. Manchmal zittern die Kolben dabei für kurze Zeit heftig und schnell. Blindversuche mit einem sauberen Pinsel lösen nie dieses Abwehr-, sondern nur Fluchtverhalten aus. Mit einem Pinsel, an dem *Bunodeopsis* oder deren Tentakeln kleben, kann man *Limenandra* in beliebige Richtung locken. Allerdings muss der Pinsel immer wieder bis knapp vor die Fühler der Schnecke gebracht werden, vor allem, wenn diese zögert. Da eine Lokalisation der Beute mit den Augen auszuschliessen ist, deutet diese Folgereaktion deutlich auf Chemorezeption auf Distanz hin.

Cratena peregrina lebt auf *Eudendrium* und frisst dessen Polypen. *Cratena* ist sehr lebhaft und aktiver als *Flabellina affinis* und *Coryphella pedata*, die ebenfalls Eudendrium fressen. *Cratena* in Fresstimmung zeigt Aufbäumbewegungen der vorderen Körperpartie. Auf Nahrungssuche pendelt sie mit dem Kopf, während sie sich mit den weit schwingenden Fühlern orientiert. Bei diesen Schwingbewegungen kann sie *Eudendrium*-Polypen mehr oder weniger zufällig berühren, doch genügt eine einmalige Berührung nicht, um das Futter zu lokalisieren. Erst wenn die Fühler, mit denen die Kontaktnahme meistens erfolgt, zum zweitenmal oder wiederholt auf denselben Polypen schlagen, wird der Kopf gedreht und das Tier kriecht auf die Beute zu. Dadurch nehmen die Fühler beim Schlagen immer weiter basalwärts Kontakt, bis die Mundpartie den Polypen berührt. Verliert die Schnecke bei diesem Vorgang den anvisierten Polypen wieder, so wird das allgemeine Suchverhalten wieder von vorne aufgenommen. Beim Fressen wird der Hydranth des Polypen oberhalb des Periderms abgetrennt. Manchmal findet *Cratena* ihre Nahrung, indem sie mit dem Munde an den Ästen entlang kriecht, bis sie von unten an die Köpfe gelangt. Stösst sie dabei auf Gonangien, so werden diese nicht gefressen. Auch die Fühler reagieren bei Berührung derselben nicht. Berührt das Tier Polypen mit anderen Körperteilen als den Fühlern oder der Mundpartie, so erfolgt keine Reaktion. Nur wenn es sich um die Rhinophoren oder Kolben handelt, kontrahieren sich diese leicht. Wenn *Cratena* nicht hungrig ist, frisst sie auch nicht, wenn Nahrung direkt zum Munde gebracht wird. In Versuchen, in denen die Rhinophoren mit einem Pinsel gereizt werden, genügt eine einmalige Berührung nicht, um Suchbewegungen auszulösen.

Bei wiederholter Berührung hingegen führt die Schnecke solche Bewegungen am Ort aus, indem sie den Kopf nach allen Richtungen ausstreckt. Dies stimmt mit den Beobachtungen auf *Eudendrium* überein.

Favorinus branchialis ernährt sich von Eiern aus dem Gelege anderer Nudibranchierarten. Bei Ernährung von *Favorinus* mit unterschiedlich gefärbten, aus zwei verschiedenen Gelegen stammenden Eiern konnte die schon bekannte Farbänderung der Kolben (HAEFELFINGER, 1962) wieder beobachtet werden, welche bei kleinen Exemplaren schon nach vier Tagen auftritt. Junge Tiere, die nicht imstande sind, ganze Eier zu schlucken, saugen den Inhalt heraus und lassen die Eihülle leer zurück. Zwei Exemplare von *Favorinus* frassen die eigenen Eier, obwohl sich ein fremdes Gelege *(Haminea hydatis)* in der Schale befand.

III. PHYSIOLOGISCHE VERSUCHE

1. Vorversuche mit Chemikalien

In früheren Arbeiten waren Versuche mit Chemikalien bei jeder experimentellen Untersuchung des chemischen Sinnes üblich. Heute ist man im allgemeinen gegenüber der Zweckmässigkeit solcher Methoden sehr skeptisch oder völlig negativ eingestellt. Das trifft ohne weiteres zu für die wahllose Anwendung chemischer Substanzen. Versuche mit Säuren, Basen oder Alkoholen sind tatsächlich als wertlos zu verwerfen. Die vorsichtige Anwendung sorgsam ausgewählter Chemikalien scheint mir dagegen von einer gewissen Hilfe zu sein. Sie trägt oft zu besserem Verständnis der Versuche mit adäquatem Reiz bei. Ich benutzte sie daher als Vorversuche und wählte dazu Testlösungen von Glykogen, Maltose, Stärke, Skatol, Cumarin, Chininbichlorhydrat und Chininsulfat, ausserdem Süsswasser.

Die Lösungen wurden mit einer feinen Pipette nahe an die wichtigsten Körperpartien, vor allem des Kopfes, gebracht. Temperaturschwankungen wurden möglichst vermieden. Als Kontrolle dienten Versuche mit reinem Seewasser.

Manchmal wurde zur besseren Beobachtung Karmin zugesetzt. In Kontrollversuchen wurde festgestellt, dass feine Karminpartikel taktil stark empfindliche Körperpartien, wie z.B. das distale Endknöpfchen am Rhinophor, reizen. Die Reaktion ist aber deutlich von Antworten auf Cumarin zu unterscheiden. Der taktil gereizte Rhinophor zieht sich rasch zurück, streckt sich aber sofort wieder, während im anderen Falle die Kontraktion länger andauert und von der Konzentration des Duftstoffes abhängig ist.

a. *Glykogen, Maltose, Stärke.*

Aus zahlreichen Lösungen, die HENSCHEL (1932) für *Nassa reticulata* (Prosobranchia) verwendete, wählte ich die folgenden, weil sie, in Seewasser gelöst, keine pH-Verschiebungen verursachen:

Glycogen:	filtrierte 0,25%	Lösung	in	Seewasser.	
Maltose:	„ 2,0 %	„	„	„	
Lösliche Stärke:	„ 1,0 %	„	„	„	

Gereizt wurden die Opisthobranchier *Peltodoris atromaculata*, *Glossodoris luteorosea*, *Favorinus branchialis* und *Trinchesia foliata*. Keine der verwendeten Opisthobranchierarten reagierte auf die drei Substanzen. Dies steht im Gegensatz zu den Resultaten HENSCHELS, welcher bei *Nassa reticulata* eine Wahrnehmung feststellen konnte.

b. *Skatol.*

Skatol ist eine sehr stark und für uns unangenehm riechende Substanz (fäcaler Geruch). 50 mg Skatol werden in 100 ml warmen Seewasser gelöst, was eine gesättigte Lösung ergibt, die beim Erkalten Kristalle ausscheidet, welche abfiltriert werden. pH-Messungen im Beckmann ergeben gleiche Werte wie die des Seewassers, nämlich 8,0.

Jorunna tomentosa reagiert auf Skatol, das ca. 5 mm vom vorderen Mantelrand entfernt ausgespritzt wurde, sehr stark. Der vordere Teil des Mantelrandes löst sich vom Boden und beschreibt Wellenbewegungen. Dann flieht das Tier von der Pipette weg. Rhinophoren und Kiemen bleiben aber ausgestreckt. Wird mehrmals kurz hintereinander Skatol zugegeben, so löst sich *Jorunna* ganz vom Boden ab und krümmt den Fuss ein. Bei erhöhter Konzentration von Skatol, die sich ergibt, wenn mehrere Versuche ohne Wasserwechsel durchgeführt werden, nimmt die Reaktion allmählich ab.

Junge *Polycera quadrilineata* sind sehr empfindlich auf Skatol. Sie fliehen zuerst so rasch als möglich und werden bei stärkerer Konzentration von Krämpfen befallen, bei denen sie sich vom Boden lösen. Dann bleiben sie unbeweglich auf der Seite liegen, bis die Konzentration wieder abnimmt. Ebenso reagiert *Trinchesia foliata*; auch *Doto floridicola* und *Doto coronata* zeigen eine ähnliche Schreckreaktion. Bei beiden *Doto*-Arten werden die Rhinophoren dabei in die Scheide zurückgezogen, was bei Blindversuchen auch bei starkem Wasserstrom nie vorkommt.

Alle getesteten Arten zeigen bei Skatolgaben also Schreckreaktionen.

c. *Cumarin und Chinin.*

Bei den Gastropoden liegt, wie schon erwähnt, eine Trennung der beiden Sinnesqualitäten Geruch und Geschmack nicht vor, wenigstens soweit wir heute wissen. Ich fand es trotzdem wünschenswert, die Reaktionen der Schnecken auf zwei typische Duft- und Geschmacksstoffe zu beobachten, in der Hoffnung, ein abweichendes Verhalten könnte doch einen unterschiedlichen Wahrnehmungsmodes verraten. Diese zwei typischen Duft- und Geschmacksstoffe, Cumarin und Chininsulfat, rufen keine pH-Änderung des Seewassers hervor. Ebenso wirken sie schon in sehr schwachen Konzentrationen und bieten deshalb optimale Versuchsverhältnisse, um der Frage eines möglichen Verhaltensunterschiedes nachzugehen. Beide Substanzen riefen in den angewandten niedrigen Konzentrationen keine negativen Wirkungen hervor. Um mögliche Temperatursensibilität auszuschalten, wurden die Lösungen auf die gleiche Temperatur wie das Beckenwasser gebracht, obwohl in einem Kontrollversuch Seewasser von 26° C, das Schnecken in Wasser von 18° C zugesetzt wurde, keine Reaktion hervorrief.

Cumarin.

Cumarin wurde in folgenden Konzentrationen angewendet:

Konzentr. No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Verdünnungsreihe	*	$^1/_2$	$^1/_4$	$^1/_8$	$^1/_{16}$	$^1/_{32}$	$^1/_{64}$	$^1/_{128}$	$^1/_{256}$	$^1/_{512}$	$^1/_{1024}$

* Ausgangslösung gesättigt bei 21° C und mit pH 8

Vor eine kriechende *Spurilla neapolitana* wurde eine Cumarin-Karminlösung gespritzt. Es bildete sich eine deutlich sichtbare rosarote Wolke. Sobald das Tier mit den Fühlern oder mit dem Kopf in diese Wolke stösst, schreckt es zurück. Auch wenn einzelne Rhinophoren, Fühler oder die Mundpartie mit der Lösung bespritzt werden, ballt sich das Tier zusammen, bäumt sich dann auf und ergreift die Flucht. Weniger empfindlich sind die Lateralpartie des Fusses, die Kolben und die Schwanzspitze. Bei deren Reizung erfolgt lediglich eine lokale Kontraktion. Wird die Schwanzspitze von einem feinen Strahl getroffen, so wird sie hochgeworfen und zurückgezogen, während das Tier die Kriechgeschwindigkeit beschleunigt. Die Fusssohle scheint die am wenigsten empfindliche Körperstelle zu sein.

Da die Konzentration 1 eine viel zu starke Schreckreaktion hervorrief, wurden schwächere Lösungen verwendet. Die Konzentration 11, die ungefähr 1000 Mal schwächer ist als 1, wird am Kopf und an den Rückenkolben noch wahrgenommen. Die Reaktion bleibt auf das gereizte Gebiet lokalisiert und tritt schon ein, wenn die Lösungswolke erst die Kolben berührt und noch nicht am Rücken angelangt ist. Blindproben mit Seewasser-Karmin waren negativ.

Bei *Cratena peregrina* und *Flabellina affinis* sind die Reaktionen ähnlich wie die

von *Spurilla*. Dies trifft auch für Antworten auf taktile Reize zu. *Cratena* reagiert auf die Konzentration 5, wo sie auch an den Körper gelangt, mit Schreckreaktion, während die Konzentration 8 nur noch am Kopfe wahrgenommen wird und dann auch Schreckreaktion auslöst. Einzelne gereizte Cerata werden zuerst hin und her geworfen und dann so auf den Rücken gebogen, dass die links und rechts liegenden einander überkreuzen. Dann erfolgt die Flucht.

Bei *Flabellina* sind die Reaktionen viel langsamer und schwächer, auch wenn stärkere Konzentrationen als bei *Cratena* angewendet werden. Eine Ceratabehandlung mit Konz. 5 erzielt z.B. nur bei der ersten Bespritzung eine eindeutige Kontraktion der Rückenkolben. *Cratena* ist aber im allgemeinen in ihrer Lebensweise viel lebhafter und unruhiger als *Flabellina affinis*, was schon an ihren Kopf- und Fühlerbewegungen sichtbar ist.

Glossodoris valenciennesi zeigt bei Reizung der Kopfpartie und der Kiemen mit Konzentration 1 Schreckreaktionen mit starker Kontraktion. Werden Rumpf und Mantelrand in Körpermitte gereizt, so treten lokale Kontraktionen auf. Diese Reaktionen sind viel langsamer als bei *Spurilla*, und auch wenn viel Cumarin zugegeben wird, zieht sich die Schnecke erst nach einer Latenzzeit von einigen Sekunden zu einem Klumpen zusammen. Einzig die Kiemen und Rhinophoren zeigen sowohl bei chemischen wie taktilen Reizen eine blitzartige Retraktion. Die beiden Organe ziehen sich unabhängig voneinander zurück. Es kann vorkommen, dass die Rhinophoren infolge eines Reizes verschwinden, während gleichzeitig die Kiemen wieder ausgestossen werden.

Peltodoris atromaculata antwortet zuerst auf Konzentration 4, gewöhnt sich aber anscheinend schon bald an den Duftstoff und reagiert bald nur noch auf die gesättigte Lösung (Konzentr. 1), auch wenn das Wasser der Schale ausgewechselt wird.

Sehr empfindlich sind die Rhinophoren, der vordere Mantelrand, die Mundpartie und Mundfühler, weniger die Kiemen, der übrige Mantelrand und die untere Partie des Mantels. Körperseiten, Fussohle und Rücken antworten kaum. Die Rhinophoren reagieren am Anfang unabhängig voneinander, wenn sie einzeln gereizt werden. Nach wiederholten Versuchen ziehen sich beide zurück, auch wenn nur einer gereizt wird. Diese Parallelreaktion erfolgt ungefähr eine halbe Sekunde später und ist nicht so stark wie beim gereizten Rhinophor.

Die Empfindlichkeit der Rhinophoren und Kiemen auf taktile Reize ist wie allgemein bei Doridiern sehr stark. Schwaches Klopfen am Tisch, worauf sich die Schale mit den Schnecken befindet, genügt, um ein rasches Zurückziehen dieser Organe zu bewirken. Da auch kleinste Karminpartikel die Rhinophoren zu reizen vermögen, arbeitete ich bei diesen Tieren mit ungefärbten Lösungen.

Bei *Polycera quadrilineata* ergab karmingefärbte Cumarinlösung in der Verdünnung 4 die stärkste Reaktion an der Mundpartie und an den Fühlern. Rhinophoren und Kiemen sind weniger empfindlich. Mit Abstand folgen dann

Schwanz und Körperseiten und weiter Rücken und Fussohle. Die zwei symmetrischen Kolben neben der Kieme zeigen eine Empfindlichkeit, die ungefähr derjenigen der Kiemen und Rhinophoren entspricht. Beide sind nicht retraktil, sondern nur kontraktil. Der wie bei *Glossodoris valenciennesi* durchgeführte Versuch zum Nachweis der Asynchronie zwischen Kiemen und Kopfpartie war deshalb nicht kontrollierbar. Die Versuche an der Fussohle wurden an Tieren gemacht, die an einem gespannten Nylonnetz hingen und diesem entlangkrochen.

Chininsulfat und Chininbichlorhydrat.

Vom Chininsulfat, das in Wasser gut löslich ist, wurde ebenfalls eine Verdünnungsreihe vorbereitet. Als Ausgangskonzentration diente eine filtrierte Lösung von 250 mg Chininsulfat in 1 Liter Seewasser, die einen pH 8 aufwies.

Spurilla neapolitana. Am empfindlichsten sind Rhinophoren und Fühlerspitze, wobei beim Rhinophor eine Kontraktion von mindestens 2 Sekunden Dauer, beim Fühler eine Biegung nach hinten, eine schwache Kontraktion oder ein rasches Hin- und Herschlagen als positive Reaktion gewertet wurde. Die Kopfpartie ist sicher schon auf Verdünnung 7 empfindlich. Ich erhielt eindeutige Antwort bei zehn von den elf verwendeten Exemplaren. Diese Konzentration wie auch die stärkere No. 5 waren dagegen auf Kolben, Rücken und Schwanz unwirksam. Erst die Lösung 3 bewirkte bei allen Tieren Fluchtreaktion, wenn sie am Schwanz, und Kolbenkontraktion, wenn auf die Kolben gespritzt wurde. Auch der Fussrand reagiert auf diese Konzentration mit rasch ondulierenden Bewegungen. An den Rhinophoren versuchte ich die untere Reizschwelle festzustellen. Die Verdünnung 11 (0,2 mg/L) wird von einzelnen Tieren noch eindeutig wahrgenommen, bei No. 12 erhielt ich nirgends eindeutige Reaktion. Die Tatsache, dass an diesen untersten Empfindlichkeitsgrenzen einige Tiere noch deutlich, andere nicht mehr reagieren, zeigt, dass die Reizschwelle von der Stimmung der Tiere abhängt (siehe auch Wrede, 1929).

Bei *Spurilla neapolitana* führte ich ausserdem Versuche mit Chininbichlorhydrat (0,1%) und $MgCl_2$ (7% in aqua dest.) durch. Beide Lösungen sind sauer (pH 6). Werden sie an den Kopf der Schnecke gebracht, so bewirken sie starke Schreckreaktion, Chinin noch heftiger als $MgCl_2$. Die Reaktionen auf saure Lösungen sind von denen auf Geschmacks- und Duftstoffe also nicht zu unterscheiden. Mit Na_2CO_3 auf pH 8 gebrachte Lösungen haben eine andere Wirkung. Chininbichlorhydrat bewirkt noch heftige Kontraktionen, aber $MgCl_2$ wirkt nicht mehr abschreckend, sondern schwach anziehend. Das Tier führt Suchbewegungen aus und kehrt immer wieder an den Ort zurück, wo die Lösung zugegeben wurde. Neutralisiertes Chininbichlorhydrat wirkt in diesem Fall also fast sicher wegen seines bitteren Geschmackstoffes, da die Hypertonie des Seewassers durch Zufügen von Chininbichlorhydrat kaum eine Wirkung haben kann.

Peltodoris atromaculata. An mehreren Exemplaren wurden Versuche mit Chininsulfat durchgeführt, die zusammengefasst die folgenden Resultate ergaben:

Verdünnung 4: bewirkt nirgends eine eindeutige Antwort.
Verdünnung 3: zeigt Reaktion an den Rhinophoren, Mundpartie und Mundfühlern.
Verdünnung 2: ruft Kontraktion der Kopfregion (wie bei Konzentr. 3) sowie am vorderen Mantelrand hervor. Negativ sind die Kiemen und nicht eindeutig die übrigen Körperregionen.
Verdünnung 1: Zu den früheren Körperzonen kommen noch die Kiemen, der Mantelrand und der Fussrand. Die Reaktion ist hier aber überall ausgesprochen schwach. Keine Antwort am Rücken.

Durch Bespritzen der Mundpartie können verhältnismässig leicht Richtungsänderungen hervorgerufen werden. Die Wirkung des Chinins zeigt sich am Fussrand dadurch, dass sich die getroffene Stelle zuerst einbuchtet und später vom Boden abhebt. Wird reines Seewasser gespritzt, so bewirkt das stets nur Einbuchtung des Fussrandes. Die Asynchronie bei Reizung zwischen Kiemen und Rhinophoren oder zwischen linkem und rechtem Rhinophor, wie sie schon bei *Glossodoris valenciennesi* beobachtet wurde (Seite 1341), ist auch bei *Peltodoris* vorhanden. Das gilt sowohl für chemische wie taktile Reizung, aber nur wenn diese nicht sehr stark sind. Starke Reaktionen greifen auch auf nicht direkt gereizte Körperregionen über. Wie beim Cumarin bewirken auch hier Tast- resp. chemische Reize in Art und Dauer verschiedene Reaktionen (Seite 1340).

Glossodoris valenciennesi. Angewendet wurden die Verdünnungen 4 und 5 der üblichen Chininreihe. Am empfindlichsten sind Mundrand, Mundlappen, Mantelrand der vorderen Kopfpartie, Rhinophoren und die Kiemen, welche alle auf Konzentration 5 reagieren. Auf Konzentration 4 antworten zusätzlich noch der Fussrand und weiter, aber sehr sehr schwach der Mantelrand, die Körperseiten und der Rücken. Keine eindeutigen Resultate zeigt die Fussohle, weil deren Reaktion immer von der des empfindlicheren Fussrandes überdeckt wird. Bei Reizung des Fusses oder des Fussrandes fügen sich die seitlichen Fussränder zusammen, wodurch sich die Fussohle geschützt im Inneren befindet. Durch Reizung des Kopfes wird Richtungsänderung hervorgerufen, nicht aber mit Reizen der Körpermitte.

Polycera quadrilineata spricht auf Chinisulfat schlecht an.

Konzentration 4: Nirgends eine Reaktion.
Konzentration 3: Auch keine eindeutige Reaktion.
Konzentration 2: Schwache Empfindlichkeit an den Rhinophoren und an der Mundpartie feststellbar. Eine Kontraktion der Rhinophoren ist

aber sehr selten. Meistens kontrahiert sich der ganze Kopf und weicht dadurch zurück.

Konzentration 1: Keine stärkere Antwort als bei Konzentration 2.

d. *Süsswasser.*

Bei Versuchen mit Süsswasser zeigten sowohl *Glossodoris valenciennesi* wie auch *Cratena peregrina* keine Reaktion auf kleine Dosen. Erst auf grosse Quantitäten von Süsswasser antworteten die Tiere mit Flucht. Die Empfindlichkeit scheint am ganzen Körper gleich gross zu sein. Es ist aber schwierig, mit einer grossen Dosis nur beschränkte Körperpartien zu treffen. Es ist anzunehmen, dass nicht Chemorezeptoren die Reaktion auslösen, sondern das Gefälle im osmotischen Druck wie eventuell auch taktile Faktoren.

2. Vorversuche mit Licht.

In natürlichem Milieu sind Nudibranchier nicht nur chemischen Reizen, sondern auch Lichteinflüssen ausgesetzt. Unter gewissen Umständen werden daher die Wirkungen beider Reize miteinander interferieren. Deshalb war es unentbehrlich für die Beurteilung des chemischen Sinnes, auch die Lichteinflüsse (Phototaxis und Photomenotaxis) näher zu betrachten.

Zur Menotaxis wurden mit parallelstrahligem Licht Versuche gemäss den Angaben von Fraenkel (1927) durchgeführt, wobei zwei Lichtquellen von 60 W einander gegenüber standen und abwechslungsweise eingeschaltet wurden.

Aegires punctilucens: Beobachtet wurde nur negativ phototaktisches Verhalten. Gegenüber zwei verschieden starken Lichtquellen, die gegeneinanderstanden, krochen die Tiere zum schwächeren Licht hin. Waren die beiden Lampen gleich stark, dann nahmen die Tiere die Resultante, d.h. einen Winkel von 90° ein.

Einen deutlichen Hinweis, dass Phototaxis das Verhalten der Schnecken bei chemotaxischen Versuchen sehr stark beeinflussen kann und dass deshalb sorgfältig auf die Ausschaltung jeglichen Lichteinflusses geachtet werden muss, erhielt ich bei einem der später durchgeführten Strömungsversuche an *Flabellina affinis*. Es war zunächst unerklärlich, dass sich die aktiven Tiere (7 von 9) am Schluss der im Dunkel und in einem T-Rohr (Abb. 1) durchgeführten Köderversuche immer zusammen befanden, aber einmal im positiven, einmal im negativen Abteil und das dritte Mal im Startrohr. Ich stellte fest, dass die Lichtabdichtung nicht vollständig war und jedesmal ein kleiner Strahl die betreffenden Abschnitte traf. Kontrollversuche bestätigten diese Feststellung, indem sich die 7 aktiven Tiere jedesmal im hellen Rohrteil versammelten, ohne auf die Beute zu achten. Es war sogar möglich, die Tiere mit Licht vom Futter wegzuholen. 2 Tiere verhielten sich sowohl photo- wie chemotaktisch passiv. Die Reaktionsdauer zwischen Lichtwechsel und Ankunft der Tiere am neuen hellen Ort ist kurz

(¼—½ Stunde). Die meisten Tiere hängen sich mit dem Rücken nach unten ins Licht, wenden also die Fussohle der Lichtquelle zu.

Favorinus branchialis: Der Einstellungswinkel schwankte sehr stark, blieb aber immer stumpf. Bei zwei Tieren wurden Winkel zwischen 140° links und 140° rechts beobachtet, bei einem dritten Exemplar zwischen 180° und 140° rechts.

Tritonia manicata: Das Tier war träge, und der Orientierungswinkel schwankte stark. Festgestellt wurden nacheinander fünf Winkel zwischen 80° und 45° rechts, dann dreimal 90° links und später 45° links.

3. Vorversuche mit Nahrungsextrakten.

Entsprechend der Hauptaufgabe, die ich mir gestellt hatte, wurden Versuche mit adäquaten Reizen, nämlich mit Futterextrakten durchgeführt. Dabei zeigte sich, dass Futterextrakte oft keine echten adäquaten Reize bewirken, da manchmal noch unbekannte Faktoren die anziehende Wirkung mit Schreckreaktionen überdecken. Um ein natürliches Such- und Fressverhalten zu beobachten, sind deshalb Futterextrakte völlig ungeeignet. Als echten adäquaten Reiz darf man also nur die Reizwirkung, die von einem lebenden Futtertier ausgeht, bezeichnen. Angaben über die Konzentration der Lösungen sind hier nicht möglich, wenn aber verschiedene Verdünnungen angewendet wurden, waren die Reaktionen einigermassen der Konzentrationsstärke proportional. Als Kontrollen wurden Blindversuche mit Meerwasser durchgeführt.

Spurilla neapolitana: Ich bereitete Extrakte aus *Anemonia contarini* Heller dreimal unabhängig voneinander und aus verschieden grossen Actinien zu. Die grösste hatte einen Durchmesser von ungefähr 7 mm und wurde in 20 cm^3 Seewasser zerquetscht und filtriert. Das Filtrat ist schwach trüb und weisslich in der Farbe. Die beiden anderen Extrakte wurden mit kleineren *Anemonia contarini* hergestellt, um eine schwächere Konzentration zu erhalten.

An die Rhinophoren gespritzt, ruft der Extrakt starke Kontraktionen hervor, bei den Fühlern ebenso, aber bei weitem nicht so heftig und rasch. Mit zwei- oder mehrmaliger Reizung dieser beiden Organe kann man Mundausstülpung hervorrufen. Ausgesprochen stark ist die Mundausstülpung beim Ausspritzen der Flüssigkeit direkt vor dem Mund. Das Tier zeigt dann eine allgemeine Aufregung und führt Suchbewegungen aus, welche erst ungefähr fünf Minuten nach der Reizung aufhören. Keine Reaktion konnte ausgelöst werden, wenn der Extrakt auf dem Rücken oder am Schwanz ausgespritzt wurde.

Selbst die spezifische Beute in Form eines Extraktes bewirkt also neben den Suchbewegungen auch Schreckreaktionen. Diese werden sehr wahrscheinlich durch eine vom Inhalt der zerquetschten Nahrung hervorgerufenen pH-Verschiebung in der Lösung verursacht.

Limenandra nodosa: Sie ernährt sich von einer kleinen Aktinie, *Bunodeopsis*

strumosa Andres. Ich wollte trotzdem den bei *Spurilla* verwendeten Extrakt aus *Anemonia contarini* ausprobieren, obwohl diese Aktinie nie angenommen wird. Die Kontraktionen waren im allgemeinen weniger heftig als bei *Spurilla*. Die Rhinophoren kontrahieren sich, aber nicht so blitzartig, während bei Fühlern und Mundpartie nur ein starker Extraktstrom die Kontraktion der ganzen Kopfpartie bewirkt. Wie erwartet, wird der Mund nicht ausgestülpt und erfolgen auch keine Suchbewegungen. *Spurilla neapolitana* reagiert entsprechend auf *Eudendrium*-Extrakte. *Eudendrium* dient *Spurilla* nie als Futter.

Cratena peregrina antwortet auf Extrakte von *Eudendrium*, das ihre natürliche Nahrung ist, nur mit Schreckreaktionen, ohne Anzeichen eines Fressverhaltens. Dies gilt sowohl für Extrakte, die durch Filtrierung aus zerquetschten *Eudendrium*-Ästen wie auch aus gekochtem *Eudendrium* gewonnen wurden.

Polycera quadrilineata zeigt auf *Bugula*-Extrakte, ihr Futter, nur schwache Reaktionen, die in einer leichten Öffnung des Mundes und im günstigsten Fall einer schwachen Lippenausstülpung bestehen. Manchmal ist eine Bewegung der Radula sichtbar.

4. Hauptversuche.

a. *Stillwasser*

Mit diesen Experimenten untersuchte ich, ob das Geruchsgefälle imstande ist, eine hungrige Schnecke zum Beutetier im Stillwasser zu führen.

Die meisten Versuche wurden an *Spurilla neapolitana* mit verschiedenen Methoden durchgeführt.

Wie im Kapitel II über „Nahrung und Fressverhalten" beschrieben, lokalisiert *Spurilla* ihre Beute nach spätestens zweimaliger Berührung mit den Rhinophoren. Ich prüfte nun die Wahrnehmung von Beute auf Distanz. Dazu wurde zuerst eine *Bunodeopsis strumosa* vorsichtig vor dem Kopf der Schnecke hin und her geschwenkt und jede Berührung sorgfältig vermieden. Die Reaktion war positiv und bestand in raschen Suchbewegungen und Ausstülpen des Mundes. Ebenso reagierten die Tiere mit Suchverhalten am Ort, wenn das Wasser mit einer Actinie in einer runden Schüssel umgerührt wurde, um gleichmässige Verteilung der Duftstoffe zu erreichen. Nach diesem positiven Befund über die Wahrnehmung einer Beute auf Distanz, wurde die Fähigkeit, diese zu lokalisieren, untersucht.

In Gefässen verschiedener Grösse (Rundschalen 9.5 cm ⌀ bis Becken von 16 × 24 cm) wurden *Spurilla* und *Bunodeopsis*, so weit als möglich voneinander entfernt, vorsichtig in stillstehendes Wasser gesetzt. Die Versuchstiere zeigten oft ein deutliches Suchverhalten; es konnte aber nicht beobachtet werden, dass die Beute auf einem auch nur annähernd direkten Weg aufgesucht wurde. Erst nach sehr langer Versuchsdauer (bis zu über 24 Stunden) fanden die Schnecken mehr

oder weniger zufällig ihre Nahrung. Bei so langen Versuchszeiten war eine Dauerbeobachtung unmöglich, weshalb ich versuchte, mit einer Schicht von Bimssteinpulver im Becken die Spuren zu registrieren. Es konnte aber bloss festgestellt werden, dass die Tiere mehrmals das Becken durchkreuzten, dass an den Wänden die Spur aufhörte, um anderswo wieder zu beginnen, sodass kein vollständiger Bewegungsablauf festgestellt werden konnte.

Um ein zufälliges Zusammentreffen der Spurillae mit den Actinien zu vermeiden, wurden *Bunodeopsis* in ein Glasrohr gebracht, das mit einem feinen Nylonnetz verschlossen war, um ein Entweichen der Actinien zu verhindern. Das Rohr wurde senkrecht in das Becken gehängt, das untere Ende 2 cm vom Boden entfernt. Als Kontrolle diente ein zweites, leeres Rohr, das in derselben Weise aufgehängt wurde. Um die Versuchsdauer abzukürzen, wurden die Schnecken vor dem Einsetzen in Fresstimmung gebracht, indem sie durch direkte Berührung mit einer *Bunodeopsis* gereizt wurden, ohne fressen zu können. So fanden innerhalb 3 bis 7 Stunden 3 Tiere den Weg zur Nahrung. Inwieweit sie zufällig unter das Glasrohr gelangten, ist unsicher; sicher aber ist, dass sie bei dieser Anordnung nur durch starkes Aufbäumen, also echtes Suchverhalten, die Nahrung erreichen konnten.

Gleiche Resultate erhielt ich bei *Limenandra nodosa* mit *Bunodeopsis strumosa*, während eine Kontrolle mit *Aiptasia diaphana* negativ verlief.

b. *Strömungsversuche.*

Es ist von vielen in Wasser lebenden Tieren bekannt, dass sie in strömendem Wasser die Neigung zeigen, sich gegen den Strom einzustellen (positive Rheotaxis). Auf die Rheotaxis wurde ich durch die Arbeiten COPELANDS (1918) und HENSCHELS (1932) aufmerksam gemacht, welche diese schon bei anderen Meeresschnecken beobachtet hatten. Diese Erscheinung ist sicher für die Orientierung und Nahrungssuche sich frei bewegender mariner Formen von grosser Bedeutung, steht doch in ihrem natürlichen Biotop das Wasser nie absolut still.

Die Experimente beanspruchten zahlreiche Vorbereitungen, die dazu dienten, optimale Bedingungen wie auch die besten Einrichtungen und das geeignetste Versuchsmaterial herauszufinden.

Einrichtungen.

Einem Rundbecken, in dem sich mehrere Spurillae befanden, wurde der Extrakt einer zerquetschten Actinie zugesetzt und die Lösung umgerührt. Dadurch entstand eine starke kreisförmige Strömung. Die Spurillae nehmen die Duftstoffe wahr, was an einer starke Ausstülpung des Mundes erkennbar ist, richten sich gegen die Strömung und beginnen zu kriechen. Bei einigen Exemplaren konnte deutlich beobachtet werden, wie sie mit den Fühlerspitzen rasch den

Boden betasten und den ausgestülpten Mund ab und zu gegen die Unterlage pressen. Wenn in umgekehrtem Sinn gerührt wird, bleiben die Tiere stehen, drehen sich dann um und kriechen in die neue Richtung. Tiere an den Seitenwänden, die also nicht horizontal liegen, zeigen weniger genaue Reaktionen, wie überhaupt die Reaktionsgeschwindigkeit individuell stark verschieden ist. Eine Kontrolle, bei welcher reines Seewasser umgerührt wurde, ergab, dass *Spurilla* nicht positiv rheotaktisch ist, sondern in der Strömung, die keine Duftstoffe enthält, planlos umherkriecht.

Der gleiche Versuch wurde mit einer lebenden Aktinie anstelle des Extraktes durchgeführt. Die Resultate waren nicht so eindeutig. Anscheinend waren die Duftstoffe für die kurze Dauer des Versuches und somit ihrer Wirkung zu wenig stark. Nur wenn sich die Schnecke direkt in der Strömung weniger als 5 cm von der Actinie entfernt befindet, kriecht sie eindeutig auf diese zu.

Um eine längere Versuchsdauer zu erreichen, die trotzdem noch eine Kontrolle zulässt, verwendete ich eine ähnliche Einrichtung wie STEHOUVER (1952) (Abb. 5) und ein Y-förmiges Glasrohr (Abb. 4). In Abbildung 5 führt ein Gummirohr mit einem Quetschhahn zur Regelung der Stromstärke das Seewasser in die beiden kleinen Becken A und B. Eines dieser Becken enthält das Futter der zu untersuchenden Schnecken, das andere ist leer und dient zur Blindprobe. Zwei siphonförmige Glasröhren leiten das Wasser aus den Becken A und B in das grössere Becken C, wo sich die Schnecken befinden. Hier enden die Rohre mit den Mündungen dicht nebeneinander in der Mitte einer Beckenwand. An der gegenüberliegenden Beckenwand sorgt ein doppelter Sipho dafür, dass das Wasser mit gleichmässiger Geschwindigkeit herausgelassen wird. Dadurch durchläuft der Wasserstrom der Länge nach den ganzen Mittelteil des Beckens C. In den Ecken und an den Seitenwänden aber entstehen Wirbel, die auch den Wasserstrom in der Mitte stark stören. Ich versuchte umsonst, diese Wirbel zu vermeiden, indem ich die Form und die Stellung der Verbindungsrohre zwischen kleinen und grossen Becken wie auch dessen Form veränderte. Kleine im Durchlaufwasser gelöste Mengen Methylenblau zeigten, dass immer noch Wirbel vorhanden waren. Das ist der grösste Nachteil dieser Einrichtung. Die Schnecken sollten aus dem Becken C, in das sie eingesetzt werden, sobald sie das Futter wahrnehmen, durch das Glasrohr in das Becken A hinüberkriechen, wo sie die Nahrung finden. Wird der Köder bemerkt, setzen sie sich gegen den Strom in Bewegung. Geraten sie aber in eine Wirbelzone, so ist es selten, dass sie sich noch zurechtfinden und bis zum Rohreingang gelangen. Ein anderer toter Punkt ist die Wasseroberfläche, die von fast allen Nudibranchiern in aufgehängter Stellung als beliebte Spazierfläche benützt wird. Diese Umstände sind dafür verantwortlich, dass die Resultate der Versuche mit dieser Einrichtung eine grosse Anzahl passiver Tiere enthalten, da darin auch alle Tiere mitzählen, welche die Nahrung wohl feststellten, den Rohreingang aber nicht finden konnten.

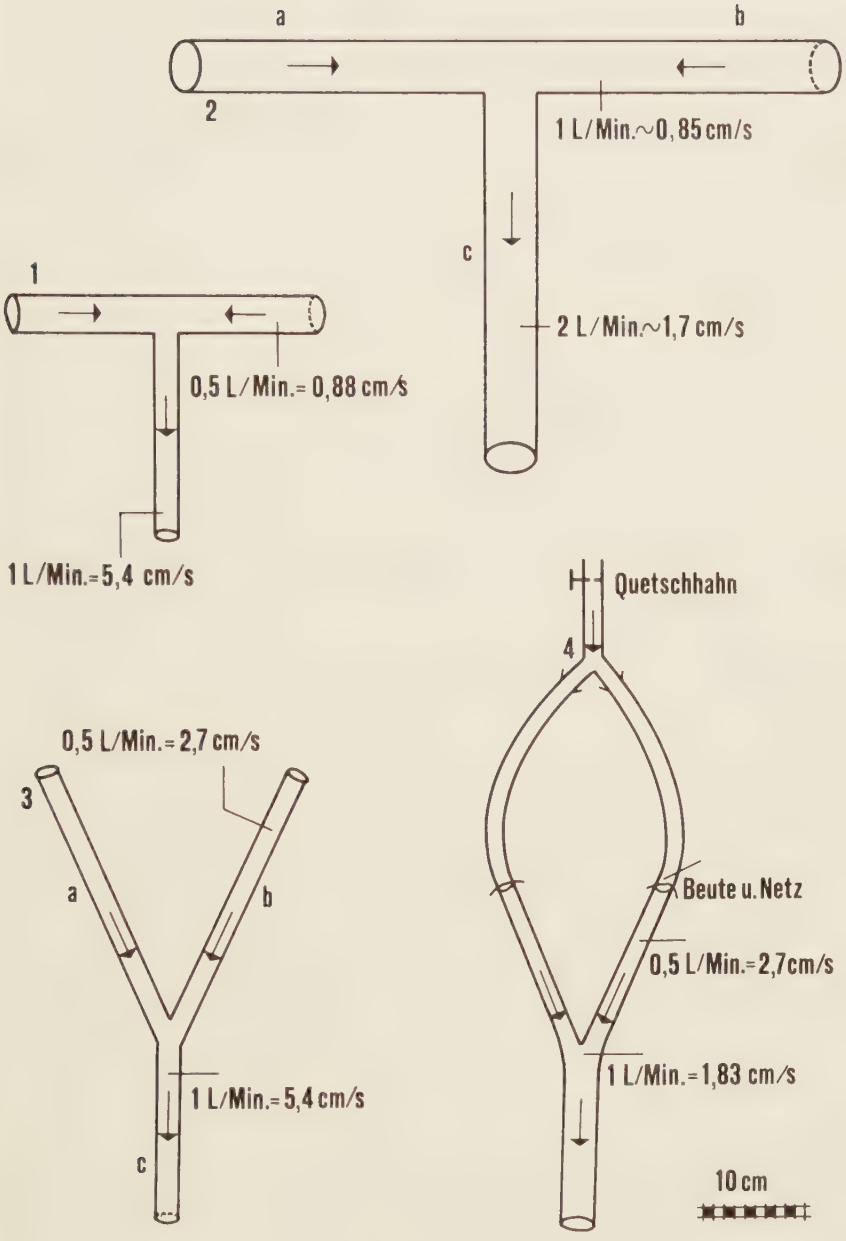


Abb. 1—4.

Glasrohre für Strömungsversuche.

Diese Nachteile des Beckensystems können durch Anwendung einer anderen Versuchsanordnung, nämlich grosse Y- oder T-förmige Glasrohre, ausgeschaltet werden. Die Abbildungen 1, 2, 3, 4 stellen die verschiedenen Typen der verwendeten Rohre dar. Bei allen vieren ist das Prinzip das gleiche. Das Seewasser wird von zwei Plastik- oder Gummirohren zu den beiden Armen A und B des Glasrohres gebracht. Von hier strömt es in den Teil C, wo sich an dessen Anfang die beiden aus A und B kommenden Strömungen vereinigen. An der Verbindungsstelle zwischen Plastikrohr und Arm A oder B des Glasrohres ist über den ganzen Rohrquerschnitt ein Netz gespannt, welches verhindert, dass die dicht oberhalb stehende Beute vom Strom fortgetragen wird. Im Abschnitt C werden die für den Versuch gewählten Schnecken eingesetzt. An dessen Ende sorgt ein weiteres Netz dafür, dass die Tiere nicht entkommen. Die Arme A und B enthalten abwechslungsweise die Nahrung, um mögliche unbekannte im Versuch störende Faktoren auszuschalten. Um einen über den ganzen Rohrquerschnitt gleichmässigen Wasserstrom zu erhalten, tauchte ich die ganze Einrichtung in ein grosses Becken mit Seewasser, sodass sie horizontal einige cm unter dem Wasserspiegel lag. Dadurch wurden optimale Stromverhältnisse erreicht. Ein Quetschhahn, der am Zuflussrohr vor der Verzweigung zu den Armen A und B angebracht ist (Abb. 4), erlaubt die Regulierung der Stromstärke. Es muss weiter dafür gesorgt werden, dass die Stromgeschwindigkeit in den beiden Armen A und B genau gleich ist, um die mögliche Bevorzugung einer Strömungsstärke anstelle von chemischer Orientierung auszuschalten. Die Versuchsschnecken müssen sich, sobald sie die ganze Strecke C zurückgelegt haben, an der Verzweigungsstelle zwischen Richtung A oder B entscheiden. Aus einer der beiden Richtungen kommt Wasser mit Duftstoffen aus der Beute, aus der anderen nur reines Seewasser. Gelangt die Schnecke an das Trennungsnetz, hinter dem sich eine Beute befindet, so kann sie durch dieses hindurch die Beute ansaugen. Hat sie sich aber einmal für das falsche Rohr entschieden, so kriecht sie nur selten zurück. So kehrte eine sehr aktive Schnecke am oberen Abschluss des leeren Rohres wieder um, um dann in das Beuterohr einzuwandern. Solche Fälle beobachtete ich auch bei Versuchen mit der Beckeneinrichtung. Hier gibt es auch die Möglichkeit, dass eine Schnecke den richtigen Weg zur Beute findet, ihre Mahlzeit nimmt und satt in das grosse Startbecken zurückkehrt. Solche Ausnahmen traten bei Versuchen mit verschiedenen Nudibranchiern, wie *Cratena peregrina*, *Polycera quadrilineata* und *Spurilla neapolitana*, auf.

Der Nachteil der Versuchsrohre gegenüber der Beckeneinrichtung ist die umständliche Handhabung. Das Hineinsetzen und Herausnehmen der Beute und der Nudibranchier aus den Rohren und die anderen Vorbereitungen nehmen viel Zeit in Anspruch. Dieser Nachteil wird aber durch die eindeutigeren Resultate mehr als ausgeglichen.

Abbildung 6 zeigt die dritte Variante der verwendeten Geräte. Das Prinzip

ist dasselbe wie bei den zwei vorher beschriebenen Anordnungen, für kleine Nudibranchier hat sich dieses Gerät aber besonders bewährt. Auch hier wurde auf gleich starke Strömungen geachtet. Wegen der geringen Ausmasse der Kanäle konnte nur mit schwachen Strömungen gearbeitet werden. Als besondere Anordnung möchte ich auf die Schlitze hinweisen, die den Schnecken den Durchgang zum richtigen oder falschen Kanal insofern erschweren, da sie bei der gegebenen Höhe (1 mm) mit den Rhinophoren an die Trennwand stossen. Erfahrungsgemäss kehren aber Schnecken vor solchen Hindernissen um, wenn sie planlos umherkriechen, sodass ein Durchkriechen auf positiven Reiz hinweist.

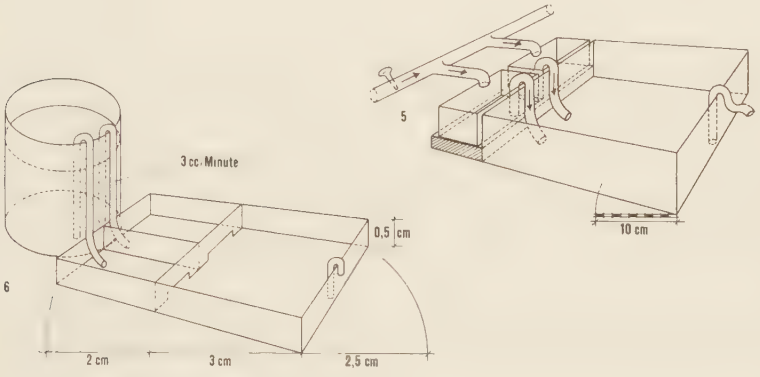


ABB. 5—6.

Beckeneinrichtungen für Strömungsversuche.

Um den Lichteinfluss auf die Resultate der Stromversuche so weit als möglich auszuschalten, habe ich den grössten Teil der Experimente bei diffusem, von oben einfallendem Licht durchgeführt; andere Versuche fanden dagegen bei völliger Dunkelheit statt. Ein Unterschied im Verhalten der Schnecken war dabei nicht festzustellen. Ebenso diente der Seitenwechsel des Köders und das Drehen der ganzen Anlage zur Ausschaltung eines möglichen Lichteinflusses.

Intensität der Strömung.

Ein anderer Faktor, der berücksichtigt werden muss, ist die Intensität der Strömung. Zuerst wurden verschiedene Strömungsgeschwindigkeiten auf ihre Wirkung mit Duftstoffen geprüft. Systematische Untersuchungen zur Feststellung optimaler Strömungsgeschwindigkeiten wurden hingegen nicht durchgeführt. Eine Einschränkung des Spielraumes war auch die zur Verfügung stehende Wasserleitung (2 L/Minute). Hinweise auf geeignete Strömungsgeschwindigkeiten entnahm ich neben diesen empirischen Beobachtungen VAN HAAFTEN

und VERWEY (1960), die Versuche mit *Aeolidia papillosa* und *Trinchesia aurantia* durchführten. Für *Aeolidia* ergaben sich mit Seewasser, das *Metridium senile* enthalten hatte, folgende Werte:

Eingeschlagene Richtung	*Stromstärke*			
	1,5 cm³/s	*3 cm³/s*	*6 cm³/s*	*9 cm³/s*
gegen den Strom	64%	95%	92%	54%
mit dem Strom	18%	1%	3%	4%
stillstehende Tiere	18%	4%	5%	42%

Hier liegt die optimale Zone also zwischen 2,5—6 cm/s. *Trinchesia aurantia* mit *Tubularia larynx* oder *T. indivisa* als Köder zeigen ähnliche Werte.

Ich konnte feststellen, dass sich innerhalb der Geschwindigkeiten, die in den vorliegenden Anlagen auftraten (0,85—9,4 cm³/s) keine grundlegende Beeinflussung der Reaktionen feststellen liess. Falls artspezifische Optimalwerte existieren, liessen sie sich nicht in der positiven oder negativen Reaktion feststellen, sondern höchstens in Reaktionsgeschwindigkeit und Empfindlichkeit. In den folgenden Versuchen beschränkte ich mich deshalb darauf, innerhalb der geeigneten oder zumindest nicht störenden Werte zu bleiben.

Rheotaxis

Um zu prüfen, ob die Anlagen nicht schon ohne Köder eine Vorzugsrichtung aufweisen und um ein Mass der reinen Rheotaxis zu erhalten, wurden folgende Versuche durchgeführt.

Spurilla neapolitana: Zur Anwendung kamen die beiden Y-Rohre (Abb. 3 und 4) ohne Köder. Insgesamt wurden 64 verschiedene *Spurilla* in 7 voneinander unabhängigen Versuchen getestet. Die Versuche dauerten 2 bis 23 Stunden und wurden bei diffusem, von oben einfallendem Licht durchgeführt. Bei den zwei langen Versuchen wurde eine Dunkelperiode von 8 Stunden eingeschaltet.

Die Zusammenfassung der einzelnen Ergebnisse gibt folgendes Bild:

Total angewendete Spurilla	*Positiv rheotaktisch*		*Passiv*	*Vermisst oder von Artgenossen gefressen*
	n. links	*n. rechts*		
64	10	11	40	3
100%	16%	17%	63%	—

Trinchesia granosa

Für diese sehr kleinen Nudibranchier (Durchschnittsgrösse 4—5 mm) war die Mikroeinrichtung geeignet. Auch hier wurde keine Beute zugegeben. Es wurden 2 getrennte Versuche mit je 10 Tieren von 3 resp. 9 Stunden Dauer bei künstlichem, diffusem Licht von oben durchgeführt.

Total Tiere	*Positiv rheotaktisch*		*Passiv*
	links	*rechts*	
20	1	1	18
100%	5%	5%	90%

Die Anzahl der Tiere, die ohne zusätzlichen chemischen Reiz positiv rheotaktisch reagieren, ist bescheiden (c. 33% bei *Spurilla* und 10% bei *Trinchesia granosa*). Die Verteilung dieser Tiere in die Seitenarme ist sehr gleichmässig. Die Gefahr einer Interferenz zwischen reiner Rheotaxis und Chemotaxis in Strömungswasser ist also gering und kann von Fall zu Fall eingerechnet und berücksichtigt werden.

Köderversuche

Zur Anwendung kamen die bereits beschriebenen Anlagen. Als Köder diente artspezifische Nahrung.

Favorinus branchialis

Köder: Eier von *Aplysia*

Y-Rohr No. 3					*Beckenanlage*					
Dauer	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Dauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
½ h	9	9	—	—	½ h	4	3	—	1	—
1 h	12	9	3	—	1 h	6	5	—	1	—
1 h	4	3	—	1	5 h	10	6	—	3	1
					18 h	6	5	—	1	—
	25	21	3	1		26	19	—	6	1

Total	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
51	40	3	7	1
100%	78%	6%	14%	—

Flabellina affinis	*Versuchsdauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
Köder:						
Eudendrium	3 h	3	3	—	—	
Einrichtung:						
Y-Rohr No. 3	8 h	2	1	—	1	
		5	4	—	1	
			80%		20%	
Cratena peregrina						
Köder:						
Eudendrium	12 h	4	2	—	2	
Beckeneinrichtung	16 h	16	7	—	3	6
Y-Rohr No. 3	2 h	2	2	—	—	
	3 h	2	2	—	—	
	——	3	1	1	1	
		27	14	1	6	6
			52%	4%	22%	
Limenandra nodosa						
Köder:						
Bunodeopsis strumosa	3 h	2	2	—	—	
Einrichtung:						
Y-Rohr No. 3						
Peltodoris atromaculata						
Köder:	2 h	4	4	—	—	
Petrosia ficiformis	2½ h	5	3	2	—	
Einrichtung:	3 h	5	2	2	—	1
Grosses T-Rohr No. 2	4 h	4	4	—	—	
	17 h	3	—	1	2	
	48 h	3	2	1	—	
		24	15	6	2	1
			63%	25%	6%	

Spurilla neapolitana	*Versuchsdauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
Köder:	1 h	8	8	—	—	
Kleine *Aiptasia diaphana*	2 h	5	4	—	1	
	2½ h	6	5	—	1	
	4 h	4	3	—	1	
	5 h	13	9	—	2	2
T-Rohr No. 1	5 h	7	6	1	—	
	7 h	10	9	1	—	
	14 h	7	6	—	1	
	18 h	7	7	—	—	
	19 h	10	8	—	2	
	——	5	2	—	3	
	3/4 h	9	6	—	2	1
Beckeneinrichtung	1 h	10	1	—	9	
	1½ h	2	2	—	—	
		103*	76	2	22	3
			74%	2%	21%	

* Davon 94 Exempl. zum ersten Mal verwendet, 9 Ex. aus der passiven Gruppen bei rheotaktischen Versuchen.

Trinchesia granosa						
Köder:	¼ h	10	10	—	—	
Podocoryna carnea	½ h	3	3	—	—	
Mikroeinrichtung (Abb. 6)	1 h	10	9	—	1	
	1 h	10	9	—	1	
	1 h	10	9	—	1	
	1 h	9	8	—	—	1
		52	48	—	3	1
			92%		6%	

Alle Exemplare kamen zum ersten Mal zur Anwendung. Die meisten positiven Tiere reagierten sehr schnell. Innerhalb 10 Minuten waren sie auf der Nahrung. Diese Experimente lassen über die Anwesenheit eines chemischen Fernwahrnehmungssinnes keine Zweifel. Der grosse Prozentsatz der zur Nahrung kriechenden Nudibranchier (Maxima von 92% bei *Trinchesia granosa*) ist die eindeutige Bestätigung.

c. *Amputationen.*

Zur Lokalisation der Chemorezeptoren unternahm ich Versuche mit Nudibranchiern, die an verschiedenen Körperregionen operiert wurden. Die Schnecken wurden bei den ersten Versuchen mit 7% $MgCl_2$ in Aqua dest. betäubt, später hingegen ohne Narkose operiert. Mit ein wenig Übung ist es nämlich möglich, auch kriechenden Tieren Rhinophoren und Fühler zu entfernen. Zur Entfernung der Rhinophoren erweisen sich Schlingen aus feinen Nylonfäden am geeignetsten. Die Operation wurde unter dem Binokular durchgeführt. Die Rhinophorenganglien, die dicht oberhalb des Cerebralganglions liegen, konnten nie entfernt werden.

Zur Entfernung der Fühler waren hingegen zwei sehr feine, auf Glasstäbe montierte Nadeln besser geeignet. Mit der einen Nadel wurde die Basis des Fühlers gegen die Unterlage gehalten, die zweite als Messer benutzt.

Die Schnecken ertragen diese Eingriffe sehr gut und erholen sich sehr schnell, manchmal nur zu schnell, wie das bei *Trinchesia granosa* der Fall ist. Hier ist das Regenerationsvermögen so stark, dass schon einen Tag nach der Operation keine Versuche mehr durchgeführt werden können. Bei *Spurilla neapolitana* hingegen kann man 3 oder 4 Tage warten. Erst dann sind Andeutungen einer Regeneration zu sehen. Nach 5—6 Tagen bilden sich die ersten Rhinophorenlamellen, und nach 20—25 Tagen erreichen sie die ursprüngliche Länge.

Spurilla zeigt nach den Operationen bis zum Erscheinen der Regenerate im Gegensatz zu *Trinchesia granosa* ein ziemlich passives Verhalten. Die Schnecken bewegen sich sehr wenig und langsam. Oft wird angebotene Nahrung abgelehnt. Dieses Verhalten ist nicht allein durch die Verletzung bedingt. Am Schwanz oder an den Körperseiten stark verletzte Schnecken benehmen sich normal.

Spurilla, die in demselben Becken operiert werden, wo schon kurz vorher einigen Artgenossen die Rhinophoren oder Fühler amputiert wurden, zeigen eine deutliche Erregung. Ich nehme an, dass dafür die kleine Menge Körperflüssigkeit verantwortlich ist, die während der Durchtrennung aus der Wunde herausfliesst. Eine Interpretation im Sinne KEMPENDORFFS (1942), der durch Zerquetschen einer *Helisoma nigricans* eine chemisch bedingte Fluchtreaktion bei Artgenossen bewirkte, ist hier auszuschliessen. Ich glaube eher, dass *Spurilla*, die einen äusserst stark ausgeprägten Kannibalismus zeigt, durch die aus den Wunden von Geschwistern herausfliessenden Körperflüssigkeit in der gleichen Weise wie bei der Nahrungswahrnehmung angesprochen wird. *Spurilla*, denen ein Fühler amputiert wurde, halten den verbliebenen oft gerade nach vorne gerichtet. Solche Tiere kriechen dann nicht mehr gerade aus, sondern zeigen die Tendenz, einen Bogen gegen die verletzte Seite zu beschreiben. Eine *Spurilla*, die den rechten Fühler nicht mehr besass, drehte den Kopf in der Längsachse so stark nach rechts,

dass die Spitze des rechten Rhinophors den Boden betasten konnte, also gewissermassen als Fühlerersatz diente.

Amputation beider Rhinophoren

Spurilla neapolitana

Die Schnecken wurden erst einen Tag nach der Amputation getestet, um eine mögliche Schockwirkung der Operation auszuschalten. Ich verwendete soweit als möglich Exemplare, die sich vor der Rhinophorenentfernung als positiv erwiesen hatten.

	Dauer	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
Köder:	2 h	8	4	2	2	
Aiptasia diaphana	4 h	6	3	—	3	
Einrichtung:	4½ h	7	4	—	3	
T-Rohr No. 1	8½ h	5	3	—	2	
	9 h	5	2	—	3	
	13 h	11	5	2	4	
	13½ h	7	2	2	3	
	14 h	11	7	1	2	1
	15½ h	14	6	2	2	4
	18 h	8	6	1	1	
		82*	42	10	25	5
			51%	12%	30%	

* Von diesen 82 Tieren hatten 67 vor der Operation positiv reagiert. Der Rest bestand aus frischen, zum ersten Mal verwendeten Exemplaren.

Trinchesia granosa

Köder:	1½ h	7	6	—	—	1
Podocoryna carnea	1½ h	10	9	—	1	
Mikroeinrichtung (Abb. 6)	2 h	3	2	—	1	
	2 h	8	7	—	—	1
	5½ h	10	8	1	1	
		38	32	1	3	2
			84%	3%	8%	

Die Versuche wurden am Tag der Amputation angesetzt.

Amputation beider Labialtentakel

Spurilla neapolitana	*Dauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst.*
Köder:	5 h	5	2	2	1	
Aiptasia diaphana	14½ h	5	2	—	3	
Einrichtung:	17 h	4	2	—	—	2
T-Rohr No. 1	18 h	5	4	—	1	
	21 h	6	4	—	2	
		25	14	2	7	2
			56%	8%	28%	

Versuche nach Rhinophoren- und Labialtentakelamputation.
Spurilla neapolitana

Köder:	2½ h	7	1	—	6	
Aiptasia diaphana	4½ h	7	3	1	3	
Einrichtung:	11 h	8	4	—	4	
T-Rohr No. 1	13 h	4	—	2	2	
	16 h	11	2	—	9	
	16 h	9	5	1	3	
		46*	15	4	27	
			33%	8%	59%	

* Von diesen 46 Tieren hatten 33 ohne Rhinophoren und 13 ohne Fühler pos. reagiert.

Trinchesia granosa

Köder:	2 h	9	7	—	1	1
Podocoryna carnea	4 h	7	7			
Mikroeinrichtung (Abb. 6)	9 h	8	5	—	2	1
		24*	19(!)	—	3	2
			79%(!)		13%	

* Alle 24 Tiere stammen aus der Gruppe, die auch ohne Rhinophoren positiv reagiert hatte.

Trinchesia granosa, eine kleine Art mit einfach gebauten, nicht lamellierten Rhinophoren und kurzen Labialtentakeln, zeigt also keine wesentliche Reaktionsminderung durch Amputationen von Rhinophoren und Labialtentakeln. Der chemische Wahrnehmungssinn muss zu einem wesentlichen Teil in anderen Körperpartien lokalisiert sein. *Spurilla*, eine Art mit langen, hochkompliziert gebauten, lamellaren Rhinophoren und gut ausgebildeten Labialtentakeln, weist

dagegen eine deutliche Reaktionsminderung nach Labialtentakelamputation, eine deutlichere nach Rhinophorenamputation auf und eine von 74 auf 33% positiver Reaktionen geminderte Antwortbereitschaft, wenn beide Fühlerpaare fehlen. Rhinophoren und Labialtentakel sind bei *Spurilla* also der Hauptsitz des chemischen Fernwahrnehmungssinnes.

IV. HISTOLOGIE

Die Literatur über Chemorezeptoren bei Gastropoden ist reich, zeigt jedoch, dass es bisher noch nicht möglich war, zwischen chemischen und mechanischen Sinnesorganen zu unterscheiden, geschweige denn die spezifischen Rezeptoren dieser beiden „Organe der niederen Sinne" bei Opisthobranchiern auseinander zu

7

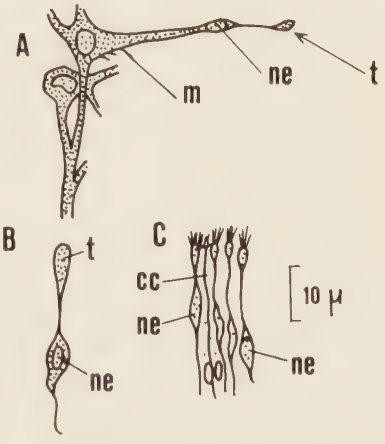


Abb. 7.

Nach Bernhard (1890).

A) Osphradium von *Cassidaria:* Neuro-epitheliale Zelle mit multipolarer Nervenzelle.

B) Osphradium von *Cassidaria:* Neuro-epitheliale Zelle.

C) Osphradium von *Paludina:* Neuro-epitheliale Zelle.

cc = Wimperzelle
ne = Neuro-epitheliale Zelle
m = Multipolare Nervenzelle
t = Kopf der neuro-epithelialen Zelle.

halten. Hier soll kein allgemeiner Überblick gegeben werden (vgl. dazu Demal, 1955; Hoffmann, 1938; Stork, 1934), sondern nur auf die in unserem Zusammenhang wichtigen Resultate kurz eingegangen werden. Durch die Arbeiten von Copeland (1918) und Woelper (1950) darf die Funktion des Osphradiums als chemorezeptorisches Organ als gesichert gelten (vgl. dagegen aber Hulbert und Yonge, 1937, die ihm eine mechanische Reaktion auf eingeführtes Sediment zuschreiben). Auf welchen histologischen Elementen beruht sie? Stork (1934) vermutet, dass bei den Opisthobranchiern im Osphradium nur freie Nervenendigungen vorkommen, welche oft nach aussen herausragen. Für die Prosobranchier scheint dagegen das Vorkommen neuroepithelialer Zellen im Osphradium gesichert. Als typische Vertreter dieser Sinneszellen können die nach Bernhard (1890) in meiner Abbildung 7 wiedergegebenen Sinneszellen angesehen

werden, wobei noch zahlreiche abweichende Formen auftreten können, wie aus Abbildungen bei DEMAL (1955) und GARNAULT (1887) deutlich hervorgeht.

Wenn man diese neuro-epithelialen Zellen mit den Pinselzellen vergleicht, wird es klar, dass es sich hier um die gleichen nervösen Elemente handelt. FLEMMING (1869, 1870) konnte deren Vorkommen bei allen von ihm untersuchten Lamellibranchia und Gastropoden nachweisen. Fast überall ragt das Haarbüschel der Pinselzellen aus dem Epithel nach aussen. Die einzige Ausnahme bilden die Landgastropoden, welche wohl an den Fuss- und Mantelrändern freie Haarbüschel aufweisen, während an den Fühlern diese die dicke Cuticula nicht durchstossen. Die Verteilung der Pinselzellen beschreibt FLEMMING folgendermassen:

„Die Verbreitung an der Oberfläche des Cephalophorenkörpers ist der Art, dass man die Pinselzellen überall am dichtesten stehend an dessen Fühlern antrifft, demnächst am vorderen Mantelrand, besonders an den lappenartigen Anhängen bei einigen Vorderkiemern und vorderen (auch dem seitlichen und hinteren) Fussrand, minder dicht gestellt am Kopf und auch an der Fussohle. Damit soll nicht gesagt sein, dass sie an anderen, freien Stellen der Haut, z.B. an den Seitenflächen des Fusses, ganz fehlen. Ihr Vorkommen bindet sich auch bei den Pulmonaten nicht etwa an die Anwesenheit von Flimmerepithel; auch an flimmerlosen Stellen, wie am hinteren Fussrand von Physa fontinalis, haben sie ihren Platz".

Er sieht in den Pinselzellen Rezeptoren taktiler Reize, lässt aber später doch die Möglichkeit einer chemorezeptorischen Funktion offen (1884).

TRINCHESE (1881) beschreibt starre Borsten, die, unterschiedlich dicht, fast am ganzen Körper aus dem Epithel herausragen und von den schlagenden Cilien der Wimperzellen gut zu unterscheiden sind. Am häufigsten fand er sie an den Fühlern, Rhinophoren, Kolben, vorderen Fusswinkeln und am lateralen Fussrand. Ebenso fand er bei den meisten von ihm untersuchten Äolidiern drei oder vier starre, lange Borsten auf dem vorderen Fussrand der Veliger. TRINCHESE vermutete, dass diese Borsten mit dem Sinnesempfinden der Tiere zu tun haben. An den Rhinophoren und Tentakeln von *Spurilla neapolitana* beobachtete er Haarbüschel und im Kopfepithel keulenförmige Köpfchen und subepithelial gelegene Zellkörper (1878). Diese Beschreibungen treffen auf die Pinselzellen zu.

MAZZARELLI (1893) beschreibt neuroepitheliale Elemente in der konkaven aurikolaren Partie der hinteren Tentakel der Aplysien, die, wie er selbst bemerkt, wie Pinselzellen aussehen.

MERTON (1920) lieferte mit seiner Arbeit über *Tethys leporina* und *Aplysia punctata* praktisch die einzige ausführliche histologische Untersuchung über Sinnesepithelien der Opisthobranchier. Die Sinnesendigungen in den Fühlern

von *Tethys*, wie sie auch auf der dorsalen Seite des Fusses und an anderen Stellen der Körperoberfläche vorkommen, beschreibt er folgendermassen:

„An der Stelle, wo der Nerv das Epithel erreicht, findet eine Anhäufung von Zellkernen statt, welche den Sinneszellengruppen entspricht. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen spalten sich in der mittleren Höhe der Epithelzellkerne in Fibrillenbündel, deren Fibrillen nach der Oberfläche zu kegelförmig auseinanderstrahlen. So erreichen sie den Cuticularsaum, durchsetzen denselben und erheben sich über die Oberfläche in Gestalt kleiner Sinneshaare".

Eales (1921) beobachtete „Pinselzellen" an der Innenfläche der Tentakel, an Boden und Decke der Mantelhöhle, sowie an der unteren, inneren Wand des rechten Parapodiums von *Aplysia*. Nach ihrer Auffassung dringt der Nerv in das Epithel ein und bildet an der Oberfläche mit feinen Fibrillen den Pinsel.

Buergin-Wyss (1961) stellte an den Rückenkolben von *Trinchesia coerulea* fest, dass nicht alle behaarten epithelialen Elemente gleicher Natur sind. Sie hielt die echten Wimpernzellen und die Wimpern der Kolbenspitze auseinander, die sie als Fortsätze der basal von der Epidermis verlaufenden Längsmuskelfasern betrachtete. Diese Bildungen zeigen grosse Ähnlichkeit mit den bewimperten neurosensorischen Zellen Edmunds' (1966) an der Cerataspitze von *Catriona aurantia*, welche subepitheliale Zellkörper aufweisen und in Abbildung 3 seiner Arbeit abgebildet sind.

Ich nehme deshalb an, dass es sich um die gleichen Elemente handelt, welche mit den neurosensiblen Pinselzellen Flemmings identisch sind.

1. Material und Methode.

Für die histologischen Untersuchungen wurden dieselben Tiere verwendet, wie bei den physiologischen Versuchen. Ausser diesen Nudibranchiern wurden *Elysia viridis* und *Placida dendritica* (Ascoglossa) und *Aplysia punctata* (Anaspidea) untersucht.

Angewandt wurden Schnittfärbung, Vitalfärbung und Macerationsmethoden, ergänzt durch die Beobachtung lebender Gewebe. Macerationen und Vitalfärbungen brachten trotz vieler Versuche keine Ergebnisse: Bei den Macerationen trat jedesmal eine solche Härtung der Gewebe ein, dass die Beobachtung der Nervenendigungen *in situ* unmöglich war. Vitalfärbungen mit Versuchsreihen bei verschiedenem pH wurden durchgeführt mit Methylenblau, Rongalitweiss (Pantin, 1964), Methylenblau nach Dreyer (1910), 0,5%iger Methylenblaulösung in Aqua dest. 1 : 100 mit Seewasser verdünnt, Alizarin (Fischel, 1908) und Methylviolett (Steinmann, 1930). Dabei brachte allein die Rongalitweissmethode eine Anfärbung der dicken Nervenstränge zwischen den Muskeln. Nervenendigungen wurden in keinem Fall gefärbt.

Einige gute Resultate konnten dagegen mit der Beobachtung lebender Stücke im Phasenkontrastmikroskop erreicht werden. Ich untersuchte Fühler, Rhinophoren oder kleine Stücke anderer Körperregionen in Seewasser unter dem Deckglas. Die Objekte wurden nicht sofort zerquetscht, sondern es wurde abgewartet, bis an einigen Stellen lose Zellen durch das Epithel ausströmten, was meist nach ca. 1 Stunde der Fall war. Durch wiederholten leichten Druck auf das Deckglas wurden nun die Epithelelemente auseinandergepresst. Dabei traten immer grössere Mengen von Zellen der inneren Gewebe aus, die eine Beobachtung erschweren, aber leicht entfernt werden können, indem man auf eine Seite des Deckglases mit einer Pipette Seewasser zugibt und gleichzeitig auf der entgegengesetzten Seite mit Fliesspapier Wasser absaugt. An solchen unfixierten Geweben können Beobachtungen gemacht werden, die bei anderen Präparaten nicht möglich sind.

Schnittfärbungen:

a. *Betäubung.*

Zur Betäubung wurden MS 222 Sandoz und $MgCl_2$ verwendet. Das MS 222 eignet sich für Opisthobranchier nicht. Selbst in sehr schwachen Lösungen (0,015%) wanden sich die Tiere dauernd, und die Rhinophoren wurden leicht kontrahiert. Hingegen ergaben sich mit $MgCl_2$ sehr gute Resultate, d.h. die Schnecken konnten im ausgestreckten Zustand in die Fixierflüssigkeit gebracht werden und kontrahierten sich nicht mehr. Verwendet wurde eine 7%ige Lösung von $MgCl_2$ in Aqua dest., die dem Meerwasser zunächst im Verhältnis von ca. 1 : 2, dann in kleineren Mengen und in Zeitabständen von 20—30 Minuten zugegeben wurde, um eine langsame Steigerung der Konzentration zu bewirken. Je nach Grösse der Tiere vergehen bis zur völligen Betäubung einige Stunden (bei 2—3 mm langen Nudibranchiern) bis 2 Tage (bei einigen Tectibranchiern).

b. *Fixierung.*

Um einen möglichst guten Effekt der Silberfärbung zu erreichen, wurden verschiedene Fixierungsmittel ausprobiert. Die besten Resultate erhielt ich mit wässrigem Bouin und Bouin-Hollande (Romeis, 1948). In wässrigem Bouin wurden kleine Objekte von 2—3 mm Länge 5 bis 6 Stunden fixiert, die grössten Exemplare bis 3 Tage. Anschliessend wurde in 70% Alkohol so oft gespült, bis die Pikrinsäure den Alkohol nur noch schwach anfärbte. In Bouin-Hollande fixierte ich 3 Tage und spülte die Stücke in Aqua dest., das ich innerhalb 24 Stunden dreimal wechselte. Darauf wurden sie in 70% Alkohol gebracht. Die Stücke wurden nach Romeis in Paraffin eingebettet und 5 bis 15 μ dick geschnitten. Die Schnittdicke

ist bei Silberfärbung nicht ohne Bedeutung. Optimale Resultate erhielt ich mit Schnitten von 7 μ Dicke.

c. *Färbung.*

Die Azanfärbung nach ROMEIS ergab gute Übersichtspräparate. Bei der Darstellung der sensiblen Nervenendigungen ergaben sich hingegen Schwierigkeiten. Zahlreiche Methoden erwiesen sich als ungeeignet. Gute Darstellung der Nervenstränge erhält man mit der Osmium-Färbung nach MAILLET (1959), die gleichzeitig auch Fixierungsmittel ist. Hier werden aber Drüsengewebe und Schleim so stark schwarz gefärbt, dass nur unterhalb des Epithels Nervenstränge und Nervenbündel beobachtet werden können, während im Epithel keine Details zu unterscheiden sind.

Änderungen im Verhältnis OsO_4/ZnJ_2 wie auch in der Wirkungsdauer ergaben keine bessere Differenzierung. Auch die Entfärbung der Schnitte mit H_2O_2-Lösung griff in gleichem Masse Nerven wie Drüsengewebe an. Auch folgende Silberfärbungen ergaben keine befriedigenden Resultate: Bodian, Bodian-Ziesmer, Van Campenhout, Fraser-Rowell und Albrecht. Bei beiden Bodian-Methoden wurden als Kontrolle Schnitte eines Sepia-Embryonen mitgeführt, bei welcher sich gute Färbungen ergaben, während die Opisthobranchier-Nerven nicht oder nur sehr schwach angefärbt wurden. Bei Erhöhung der Temperatur, Verlängerung der Färbedauer und erhöhter Konzentration des Entwicklers nehmen zwar auch feine Nervenfasern Farbe an, gleichzeitig färbt sich aber das Plasma der Epithelzellen, sodass stark verschwommene Bilder entstehen.

Die stark basische $AgNO_3$-Lösung der Campenhout-Methode schädigte das stark wasserhaltige und schwammige Gewebe der Opisthobranchier.

Auch die eigentlichen FRASER-und-ROWELL-und ALBRECHT-Methoden ergaben negative Resultate, hingegen zeigten sich die Anwendung des Lutidins in der Imprägnationslösung (FRASER und ROWELL) und das Beizen mit $CuSO_4$ (ALBRECHT) als positive Faktoren, die im folgenden zu einer erfolgreichen Methode führte.

Nach vielen Misserfolgen, wobei mehr als 200 Schnecken geschnitten und gefärbt wurden, ergab sich folgendes Verfahren, das zuverlässig arbeitet und gute Ergebnisse liefert.

1. Fixierung: Bouin (wässrig) oder Bouin-Hollande. Dauer durchschnittlich 24 Stunden.
2. Einbetten in Paraffin, Schneiden 7 μ, Entparaffinieren.
3. Beizen in 20% $CuSO_4$-Lösung in Aqua dest., 3 Tage bei Zimmertemperatur. Lösung nur einmal verwenden.
4. Spülen in Aqua dest. (2 Mal).
5. $AgNO_3$ 20% in Aqua dest., 3 Stunden in Thermostat bei 48° C.

6. Gut spülen in Aqua dest. (3 mal).
7. Inkubation 16 Stunden im Thermostat bei 58° in gedecktem Glas in folgender Lösung:
   Aqua dest. 75 ml.
   $AgNO_3$ 7% 1 ml.
   Lutidin 2,6 2,5 ml.
   Lösung nur einmal verwenden.
8. Waschen in Aqua dest.
9. Reduzieren der Schnitte in einer Lösung von:
   1 g Hydrochinon
   5 g Natriumsulfit 5 Minuten
   100 ml Aqua dest.
10. Gründlich waschen mit Aqua dest.
11. Einlegen der Schnitte in eine 0,5% Goldchloridlösung, welcher auf 100 ml 3 Tropfen Eisessig zugesetzt sind. 10 Minuten.
12. Rasch in Aqua dest. 2 mal spülen.
13. Überführen in 3% Oxalsäurelösung. 5 Minuten.
14. Spülen.
15. Fixieren in 5% Natriumthiosulfatlösung. 5 Minuten.
16. Waschen in fliessendem Wasser. 10 Minuten.
17. Entwässern und Eindecken.

Der heikelste Moment ist Punkt 7, die Inkubation. Die kleinsten Variationen im Verhältnis Lutidin/$AgNO_3$/Wasser führen zu starker Veränderung des Resultates.

Wenn die Inkubationslösung gepuffert wird, wie bei FRASER und ROWELL angegeben, ist ein pH 9 am günstigsten, ergibt aber keine besseren Resultate als die ungepufferte Lösung.

ABB. 8.

Hervia costai: Pinselzelle aus der Mundpartie.

ABB. 9 u. 11.

Flabellina affinis: Pinselzellen aus dem Fühler.

ABB. 10.

Hermaea bifida: Pinselzelle aus der Kopfpartie.

ABB. 12.

Coryphella pedata: Pinselzellen aus dem flimmernden Teil des Fusswinkels.
B) Palettenförmige Pinselzelle von vorn und seitlich gesehen.

8
Sh
SK
9
Sh
10
Sh
SK
11
Sh
SK
12
A
SK
B
p
E
Sh
SK
C
Sh
SK
Zk
D
Sh
SK
Zk
10 µ

2. Befunde.

a. *Das Wimperepithel:*

Obwohl das Wimperepithel an der Reizwahrnehmung nicht direkt beteiligt ist, verdient es trotzdem, aus zwei Gründen berücksichtigt zu werden.

Erstens: Das Wimperepithel erzeugt gerade dort einen Wasserstrom, wo die Chemorezeptoren am häufigsten sind. Dadurch strudelt es vorhandene Geschmacks- und Duftstoffe herbei und hilft somit indirekt, die Leistung der chemischen Sinneszellen zu steigern. Die Cilientätigkeit erzeugt kleine, lokale Wasserströmungen, die in der Kopfregion am stärksten sind. In Mundnähe, inkl. Fusswinkel, schlagen die Wimpern in die Richtung der Mundöffnung, auf Rhinophoren und Tentakeln distal-basal und auf den Rückenanhängen basal-distal. Diese Feststellung wurde an *Polycera quadrilineata*, *Capellinia exigua* und *Trinchesia foliata* gemacht.

Zweitens: Es besteht die Gefahr, dass vereinzelte im Epithel zerstreute Wimpernzellen mit echt-nervös-sensiblen Elementen, den Pinselzellen, verwechselt werden. Die unterschiedliche Struktur dieser beiden epithelialen Elemente geht aus Abbildungen 13, 17 und 25 deutlich hervor. Beide besitzen ein nach aussen herausragendes Haarbüschel, das bei lebenden Wimperzellen aus schlagenden Cilien, bei den Pinselzellen aber aus steifen Sinneshaaren besteht.

An isolierten Wimpernzellen werden einzelne oder auch mehrere Basal-Fortsätze sichtbar, die sehr dünn sind, leicht reissen und deshalb nicht weiter verfolgt werden können.

b. *Die Pinselzellen.*

Pinselzellen sind bei Äolidiern sowohl im bewimperten wie unbewimperten Epithel vorhanden und auf der ganzen Körperoberfläche zu finden, variieren aber in der Dichte sehr stark. Gegenden höchster Konzentration sind Fühler und Rhinophoren mit Maximum an der Spitze, Mundpartie und, sofern vorhanden, Mundsaum und vordere Fusswinkel. Die äusserste Spitze der Rückenkolben ist etwas weniger stark besetzt. Bedeutend seltener finden sich die Pinselzellen an den Kolbenseiten, der Rückenseite der Schwanzspitze und am Lateralrand des Fusses in Sohlennähe auf der ganzen Länge. Am spärlichsten sind sie dorsal und lateral am Körper vertreten. Der ausserordentlich dichte Bewuchs der Fussohle mit Wimpern, die nach hinten schlagen, verhinderte jegliche Beobachtung von Pinselzellen selbst in histologischen Schnitten. Verschiedene Nudibranchier zeigen von dieser Verteilung abweichende Konzentrationen der Pinselzellen. So ist die obere Seite der fingenförmigen vorderen Fusswinkel bei *Coryphella pedata* und *Hervia costai* stärker besetzt als die untere. Der Oberseite fehlen auch im Gegensatz zur

unteren die Wimperzellen. Bei *Doto coronata* Gmelin sind Pinselzellen an der Fühlerspitze, entlang des Randes der Fühlerscheide und am Mundsaum am häufigsten vertreten. An den Cerata von *Favorinus branchialis* sind die Pinselzellen ungewöhnlich zahlreich. An der Cerataspitze stehen sie fast lückenlos nebeneinander, und auf den Cerataseiten sind sie noch so zahlreich wie an den Fühlern der anderen von mir behandelten Nudibranchier. Bei *Trinchesia foliata* sind die Cerataspitzen mit Pinselzellen so stark besetzt wie die Fühlerspitzen.

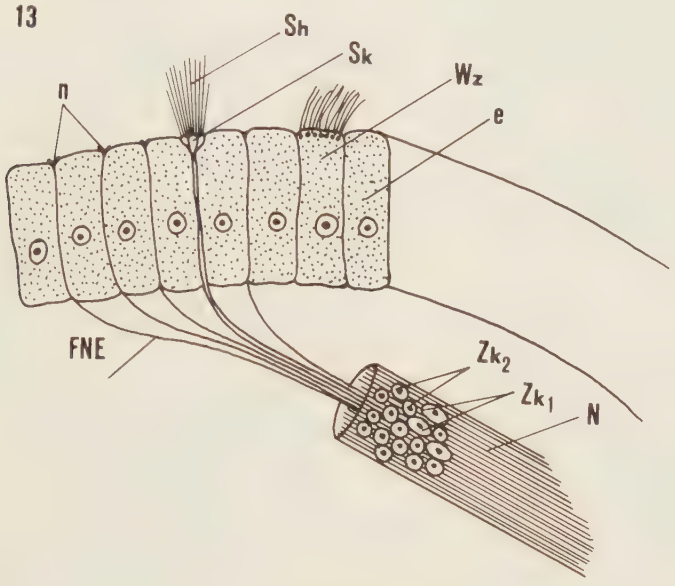


Abb. 13.

Schema zur Situation der Sinnesendigungen im Epithel.

Die Sinneshaare der Pinselzellen sind in der Regel etwas länger als die Cilien der umliegenden Wimpernzellen, sodass auch in einem Wimperepithel die Pinsel über das Cilienfeld herausragen. Die Grössen der Sinneskolben und der sie besetzenden Pinselhaare sind voneinander unabhängig. Es ist oft sogar so, dass die kleineren Sinneskolben die längeren Haare tragen. So finden wir im Wimperepithel der Mundregion bei *Hervia costai* sehr kleine Sinneskolben mit ausgesprochen langen Haaren (Abb. 8), die abwechselnd mit Wimperzellen einen dichten regelmässigen Teppich bilden. An den Fühlern, Rhinophoren und an der Cerataspitze zeigen die Pinselzellen eine charakteristische Gruppierung. Vier, fünf oder mehr Sinneskolben stehen ganz dicht nebeneinander und bilden so Gruppen, die voneinander deutlich getrennt sind (Abb. 9 und 13). Je nach Grösse dieser Gruppen ergibt sich in einer Region ein spärlicher oder dichter Bestand. Die auf

Rhinophoren und Fühler im Mikroskop schon bei mittelstarker Vergrösserung auffallenden Haarbüschel, die TRINCHESE (1877/1879) als Borsten bezeichnete, sind in Wirklichkeit die Sinneshaare einer ganzen Sinneskolbengruppe.

Die zwei untersuchten Ascoglossen *Elysia viridis* und *Placida dentritica* zeigen genau dieselbe Verteilung der Pinselzellen wie die Nudibranchier. Die Konzentration der Pinselzellen am Rand der flügelähnlichen Rückenlappen von *Elysia viridis* entspricht ungefähr derjenigen an den Seiten der Cerata der Nudibranchier.

Polycera quadrilineata weist auf dem Rücken nicht retraktile, aber als echter Doridier kranzförmig angeordnete, äussere Kiemen auf. Auf diesen sind die Pinselzellen bis zur Basis regelmässig verteilt, aber nur in mittleren Konzentrationen vertreten.

Gleichmässig am ganzen Körper verteilt sind die Pinselzellen beim Opisthobranchier *Phyllirrhoë bucephala*, der planktontisch lebt und eine fischähnliche Form aufweist. Einzig auf den zwei langen Fühlern stehen sie etwas dichter, aber ebenfalls in regelmässiger Verteilung, ohne die sonst charakteristische Anhäufung an der Fühlerspitze zu zeigen.

Der Feinbau.

Wenn wir Pinselzellen im Lebendpräparat beobachten, finden wir meist nur den Sinneskolben mit dem Pinsel an einem kurzen Nervenfortsatz. Abbildungen 8 bis 12 zeigen Pinselzellen verschiedener Opisthobranchierarten. Um den ganzen Zusammenhang eines Komplexes zu überblicken, ist eine längere Präparation nach der bereits angegebenen Methode notwendig. Dabei gehen aber immer die Pinselhaare verloren. Abbildungen 12*c*,*e* stellen vollständige Pinselzellen dar. Beim häufigsten Typus (Abb. 12*c*) führt vom behaarten Sinneskolben ein in der Länge

---

ABB. 14. *Spurilla neapolitana:* Pinselzelle mit Zellkörper und Nervenfortsatz aus der Rhinophorenlamelle.

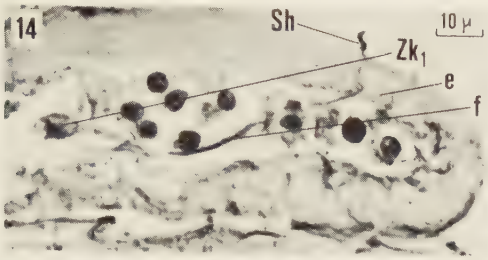
ABB. 15. *Hervia costai:* Fühler. Nerv mit eindringendem Fortsatz der Pinselzelle und ihn umgebenden Zellkörper der freien Nervenendigungen.

ABB. 16. *Hervia costai:* Rhinophorenganglion und abgehenden Nerven mit Ganglienzellen.

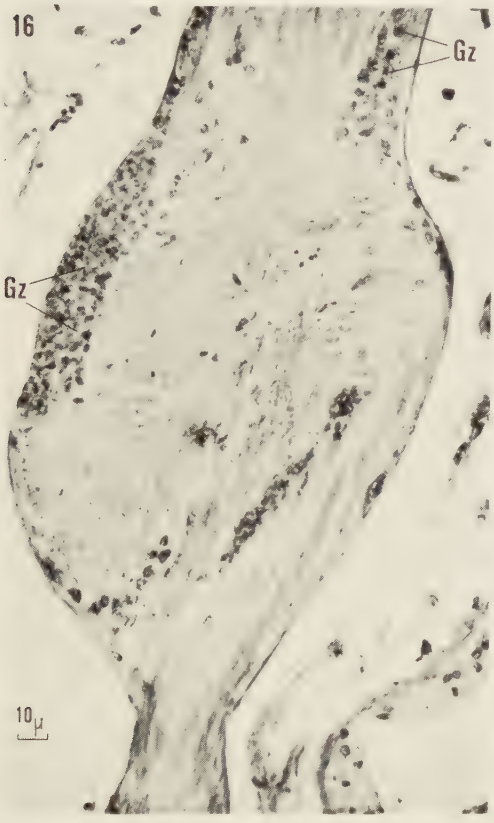
ABB. 17. *Hervia costai:* Dicht nebeneinander stehende Sinneskolben mit Sinneshaaren aus zwei Pinselzellen des Rhinophoren.

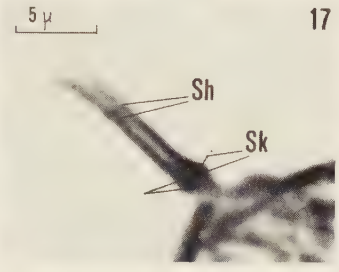
ABB. 18. *Hervia costai:* Gruppierung von zwei oder mehr Sinneskolben mit Sinneshaaren am Rhinophor.

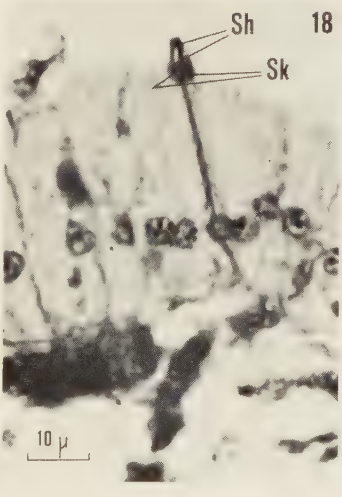
ABB. 19. *Spurilla neapolitana:* Rhinophor. Abweichende Sinneskolbenformen der Pinselzellen.
u. 20.

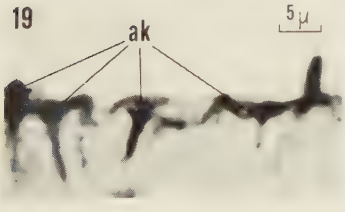

14
Sh
Zk1
e
f
10 µ

10 µ
15
Sh
Sk
f
Zk2
N


16
Gz
Gz
10 µ


5 µ
17
Sh
Sk


Sh
18
Sk
10 µ


19
ak
5 µ

20
5 µ
ak

stark variierender Ausläufer zum ovalen, subepithelial gelegenen Zellkörper, von wo aus ein Fortsatz weiter ins Innere führt. Stark aberrante Pinselzellen, wie sie GARNAULT (1887) bei *Cyclostoma* gefunden hat, beobachtete ich nie. Ansätze zu aberranten Formen von Pinselzellen finden wir in Abbildungen 12 *a*, *d*, wo ein Teil der Verbindung zwischen Sinneskolben und Zellkörper stark verdickt ist. Eine weitere Abweichung finden wir auch im Bau der Sinneskolben. Es gibt Köpfchen, die flach sind und palettenförmig erscheinen (Abb. 12 *b*). Normalerweise sind sie nicht von den typischen Sinneskolben zu unterscheiden, sondern werden erst erkennbar, wenn sie durch Strömungen unter dem Deckglas mitgespült und dabei gedreht werden. Da diese Paletten erst beim Schwimmen erkannt werden, konnte ich nie solche mit Haarpinsel beobachten. Es ist aber zu bemerken, dass auch normale schwimmende Sinneskolben keine Pinsel mehr besitzen. Da auch in histologischen Präparaten Pinselzellen gefunden werden können, die keinen deutlichen Sinneskolben besitzen, ist anzunehmen, dass es sich hier um seitlich angeschnittene Paletten handelt. Diese sind aber deutlich mit Haaren versehen (Abb. 14).

Was die Verteilung und Gestalt der Pinselzellen betrifft, so finden wir in den histologischen Untersuchungen die mit dem Phasenkontrast am lebenden Tier gemachten Beobachtungen bestätigt. Präpariert wurden *Flabellina affinis*, *Hervia costai*, *Spurilla neapolitana* und *Trinchesia coerulea*.

Abbildung 13 stellt stark schematisiert die Situation der Pinselzellen und der später behandelten freien Nervenendigungen im Epithel dar. Sie erlaubt ein besseres Verständnis der photographischen Abbildungen.

Eine wichtige Feststellung, die aus den histologischen Untersuchungen gewonnen werden konnte, ist die Bestätigung der nervösen Natur der Pinselzellen. Auf sehr vielen Schnitten kann man die Verbindung zwischen den Pinselzellen und den feinen, terminalen Nervensträngen einwandfrei verfolgen. Diese Nervenstränge vereinigen sich weiter mit anderen Ästen zu den Hauptnerven, z.B. der Fühler oder der Rhinophoren, die ihrerseits in das Cerebral- oder Rhinophorenganglion münden. Abbildung 15 zeigt den von der Peripherie kommenden Fortsatz einer Pinselzelle, der in einen feinen Nervenstrang dicht unter dem Epithel eindringt, welcher von zahlreichen runden Nerven-Zellkörpern umgeben ist.

Der Sinneskolben und das Haarbüschel sind nicht so gut zu untersuchen wie am lebenden Objekt. So finden wir den Sinneskolben oft extrem nach aussen gedrückt (Abb. 17), manchmal ist er überhaupt nicht sichtbar (Abb. 11) oder das Haarbüschel ist verloren gegangen. Der Umstand, dass der Sinneskolben nicht sichtbar ist, mag darauf beruhen, dass die sehr tiefe Färbung des Haarbüschels den Übergang zum Sinneskolben verdeckt, sodass er durch seine nach aussen verschobene Lage als Teil des Haarbüschels erscheint. Ebenso sind seitlich angeschnittene palettenförmige Sinneskolben schwer vom Verbindungsstück zu unterscheiden.

Den Nervenfortsatz zwischen Pinsel und Zellkörper in einer Rhinophorenlamelle von *Spurilla neapolitana* sehen wir in Abbildung 11. Die Verhältnisse stimmen mit denen eines lebenden Präparates (Abb. 12*e*) überein. Auffällig ist hier allerdings die aussergewöhnliche Länge des Fortsatzes (vergleiche Abb. 12*c*).

Deutlich tritt in Abbildungen 17, 18 und 21 die Gruppierung von zwei oder mehr Sinneskolben in Erscheinung.

Auch in Präparaten finden sich Variationen in der Gestalt der Rezeptoren. In Abbildungen 19 und 20 sind leicht aberrante Sinneskolbenformen dargestellt, die zudem keine Haare besitzen, die aber wahrscheinlich durch die Behandlung verloren gingen. Als Bestätigung dieser Annahme betrachte ich Abbildung 21, wo ähnliche Formen mit Sinneshaaren zu sehen sind.

c. *Die freien Nervenendigungen.*

Im Epithel finden sich neben den Pinselzellen andere Rezeptoren, die sich in ihrer Gestalt und im Aufbau wesentlich von den ersten unterscheiden. Die bereits erwähnten runden Zellkörper, die zahlreich um die äusseren, feinen Nervenstränge angeordnet sind, senden Ausläufer ins Epithel, wo diese sich mehrmals verzweigen und schliesslich unter der äussersten cuticulaähnlichen

---

Hervia costai:

Abb. 21. Pinselzellengruppe aus der Cerata.

Abb. 22. Freie Nervenendigungen mit napfartigen Bildungen und Zellkörpern im Epithel des u. 23. Rhinophoren.

Abb. 24. Zwei gegeneinander gebogene freie Nervenendigungen.

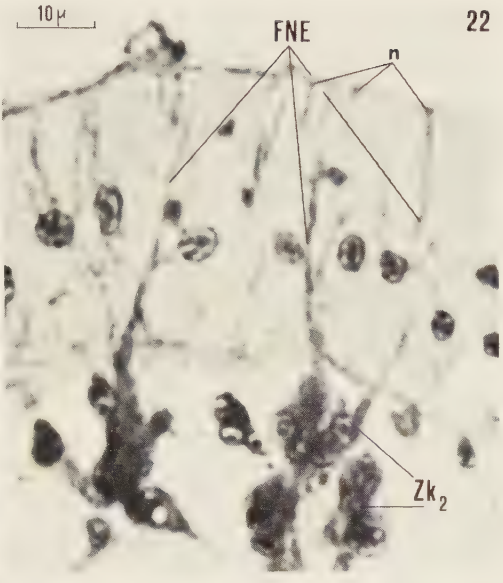
Spurilla neapolitana:

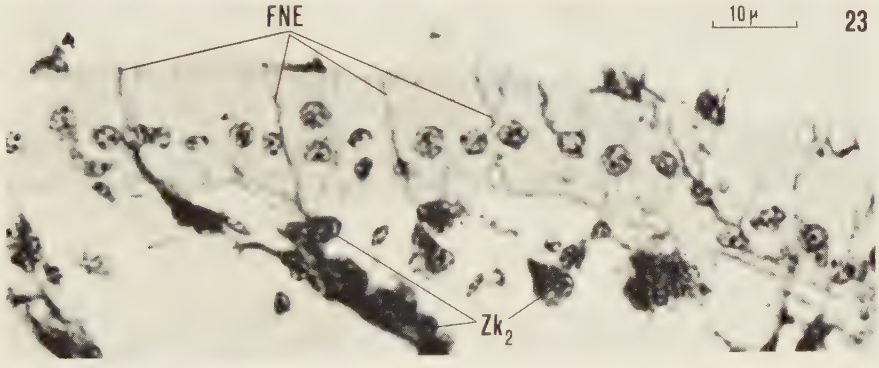
Abb. 25. Flimmerzellen aus der Cerata (Azanfärbung).

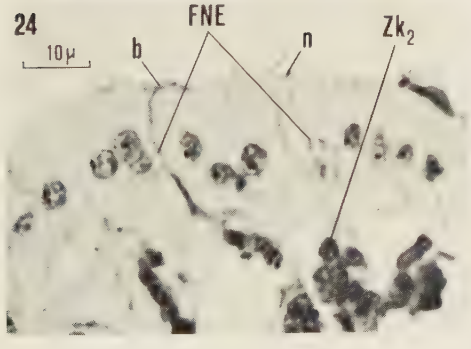
Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen.

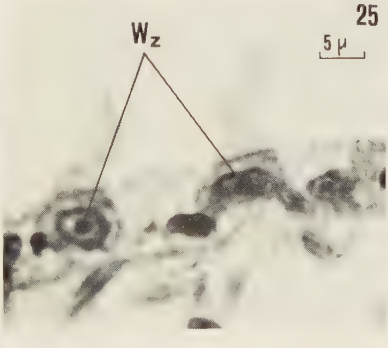
ak = Abweichende Sinneskolbenform.
b = Bogenbildende freie Nervenendigungen.
e = Epithel
f = Fortsatz.
FNE = Freie Nervenendigungen.
Gz = Ganglienzelle.
N = Nerv.
n = Napfartige Bildung der freien Nervenendigung.
p = Palette.
Sh = Sinneshaare der Pinselzelle.
Sk = Sinneskolben.
Wz = Wimperzelle.
Zk = Zellkörper.
Zk_1 = Zellkörper der Pinselzelle.
Zk_2 = Zellkörper der freien Nervenendigung.

21
5 µ
Sh
Sk
Sk


10 µ
FNE
22
n
Zk2


FNE
10 µ
23
Zk2


24
10 µ
b
FNE
n
Zk2


Wz
25
5 µ

Schicht, sich napfartig verbreiternd endigen (Abb. 22, 23), wie dies auch von MERTON (1920) bei *Tethys leporina*, *Aplysia punctata* und *Philine* beschrieben wurde.

Diese freien Nervenendigungen sind im Epithel der Fühler und Rhinophoren sehr zahlreich und treten dicht nebeneinander auf (Abb. 22). Freie Nervenendigungen und Pinselzellen entstammen den gleichen Nervensträngen (Abb. 13 und 15). Die Zellkörper der freien Nervenendigungen sind aber kuglig und viel zahlreicher als diejenigen der Pinselzellen, die im Schnitt oval sind. Abbildungen 14 und 22 zeigen die unterschiedliche Form der zwei Zellkörpertypen.

V. DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Ziel der vorliegenden Studie war es, den chemischen Sinn bei einer Reihe von Nudibranchierarten nachzuweisen, zu lokalisieren und die dafür verantwortlichen Rezeptoren zu identifizieren. Da die Nudibranchier eine wenig untersuchte Gastropodenordnung sind, mussten mehrere Vor- und Ergänzungsversuche gemacht werden, bevor das eigentliche Thema angegangen werden konnte. Da ihre Ergebnisse vielleicht in einem anderen Zusammenhang einmal von Interesse sein können, werden sie in der folgenden Zusammenfassung kurz mitgeschildert:

Glossodoris luteorosea, *Peltodoris atromaculata*, *Trinchesia foliata*, *Favorinus branchialis* reagieren im Gegensatz zu *Nassa reticulata* nicht auf Lösungen von Glykogen, Maltose und löslicher Stärke in Seewasser.

Jorunna tomentosa, *Polycera quadrilineata*, *Trinchesia foliata*, *Doto floridicola* und *Doto coronata* zeigen auf Skatol Schreckreaktionen.

Auf den typischen Duft- und Geschmackstoff Cumarin erfolgt ebenfalls eine Schreckreaktion. Die Konzentrationshöhe, die die Reaktion auslöst, ist artspezifisch verschieden. Mit der schwächsten Konzentration, die gerade noch beantwortet wird, wird die Empfindlichkeit der einzelnen Körperpartien getestet. Dabei ergibt sich: bei den Äolidacea *Spurilla*, *Cratena*, *Flabellina* sind Rhinophoren, Labialtentakel und Mundpartien am empfindlichsten; die Cerata reagieren schwächer, am geringsten die Fusssohle. Der kryptobranche Doridier *Glossodoris valenciennesi* antwortet mit den retraktilen Rhinophoren und Kiemen am empfindlichsten und schnellsten; *Peltodoris* mit den Rhinophoren, während die Kiemenantwort etwas schwächer ausfällt. Etwas schwächer, aber gleichfalls noch stark, reagieren bei beiden Arten Mundpartie, Labialtentakel und vorderer Mantelrand. Körperseiten, Fussohle und Rücken antworten kaum. Bei der phanerobranchen *Polycera quadrilineata* sind Mundpartie und Velumfühler am empfindlichsten, die nicht retraktilen Rhinophoren und Kiemen dagegen weniger. Rücken, Körperseiten und Fuss reagieren wieder am schwächsten.

Auf Chininsulfat und Chininbichlorat sind die Reaktionen bei allen getesteten Arten im wesentlichen dieselben wie auf Cumarin.

Futterextrakte bewirken Schreckreaktion, aber kein Fressverhalten.

Testreihen mit natürlichem Köder zeigen, dass es über die Anwesenheit eines chemischen Fernwahrnehmungssinnes keine Zweifel gibt. Bei diesen Testreihen wurde der in Vorversuchen nachgewiesene Lichteinfluss durch Arbeiten in Dunkelheit oder diffusem Licht ausgeschaltet und die rheotaktische Reaktion unter Kontrolle gebracht. Letzteres geschah, indem zunächst in Versuchen mit natürlichem Köder eine optimale Strömungsgeschwindigkeit ermittelt wurde, die ohne Köder bei optimaler Strömungsgeschwindigkeit positiv rheotaktisch reagieren. Sie beträgt bei *Spurilla* 33%, bei *Trinchesia* 10%, ist also gering. Unter den so geschaffenen optimal neutralen und kontrollierten Bedingungen kriechen 92% *Trinchesia granosa* gegen den Strom zum Köder, 74% *Spurilla*, 78% *Favorinus*, 80% *Flabellina*, 52% *Cratena*, 63% *Peltodoris* und 37% *Polycera*.

Amputationen von Fühlern und Labialtentakeln zeigen weiter, dass die Lokalisation des chemischen Fernwahrnehmungssinnes erhebliche artspezifische Unterschiede aufweist. Bei *Trinchesia granosa*, einer Art mit kleinen, geraden unlamellierten Rhinophoren, ist er nur unwesentlich in den Rhinophoren, zum grösseren Teil in anderen Körperpartien lokalisiert. Bei *Spurilla neapolitana*, einer Art mit reich lamellierten, grossen Rhinophoren und längeren Labialtentakeln, ist er zu seinem grössten Teil in diesen beiden Organen konzentriert. So reagieren *Spurilla neapolitana* mit Fühlern und Rhinophoren in Strömungsversuchen mit 74% der Fälle positiv. Ohne Rhinophoren reagieren 57%, ohne Labialtentakel 56% und von den Tieren, denen beide Organe amputiert wurden, 33% positiv.

Histologische Untersuchungen führen zur Identifikation von zwei Rezeptorentypen: Freien Nervenendigungen und Pinselzellen.

Während allein nach den histologischen Präparaten der Bau der Pinselzelle schwer räumlich zu rekonstruieren ist, zeigen zusätzliche Beobachtungen am lebenden Gewebe deutlich, dass bei allen Formvarietäten der Grundtypus der Pinselzellen derselbe ist: Die Zellen bestehen aus einem ovalen, subepithelial gelegenen Zellkörper, von dem aus ein mehr oder minder langer Fortsatz zum Ganglion ins Körperinnere führt. Ein zweiter, ebenfalls in der Länge variierender Fortsatz reicht zwischen den Epithelzellen zur Epidermisoberfläche, wo er sich zu einem apikalen Sinneskolben erweitert. Dieser trägt mehr oder minder lange und dichtstehende starre Sinneshaare. Sie sind in der Regel länger als das umliegende Wimperepithel, sodass sie als Büschel („Pinsel") über das Wimpernfeld hinausragen. Dieser Pinsel ist bei Opisthobranchiern FLEMMING (1870), TRINCHESE (1878, 1881), MAZZARELLI (1893), MERTON (1920), EALES (1921) und EDMUNDS (1966) aufgefallen. BERNHARD hat ihn im Osphradium verschiedener Gastropodengruppen beobachtet. Von den meisten Autoren wird jedoch nur ein Teil der Zellen, meist das Haarbüschel beschrieben. Nach meinen Beobachtungen im Phasen-

kontrast am lebenden Gewebe ist es sicher, dass dieses Büschel als Ganzes über das Epithel hinausragt, eine Situation, die für Wassergastropoden charakteristisch ist. Bei den Landgastropoden dagegen treten die Haare nicht mehr nach aussen und sollen sich innerhalb der Cuticula verzweigen, was als Schutzmassnahme in der veränderten Umgebung gedeutet wird.

Über die Funktion der Pinselzellen in den verschiedenen Ordnungen herrscht völlige Uneinigkeit. Ich meine, dass sie dem chemischen Sinn dienen.

Nehmen wir an, dass die Pinselzellen als taktile Rezeptoren dienten, so müssen wir die freien Nervenendigungen dem chemischen Sinn zuordnen, da nur diese zwei Typen von nervösen Rezeptoren in der Haut gefunden werden. Ihre Ähnlichkeit mit den freien Nervenendigungen anderer Tiergruppen lassen aber eher auf taktile Funktion schliessen. Die Pinselzellen hingegen liegen oft in dichten Wimperfeldern. Der Pinsel wird immer wieder von schlagenden Cilien berührt und erscheint schon deshalb für taktile Empfindungen ungeeignet. Für die chemorezeptorische Empfindlichkeit der Pinselzellen dürfte ihre Lage im Wimperepithel dagegen eher von Vorteil sein, da hier eine zusätzliche Eigenströmung besteht.

Aus den Amputationsversuchen geht hervor, dass Rhinophoren, Fühler und die Mundregion stärkere chemorezeptorische Funktion als der übrige Körper besitzen. Die histologischen Untersuchungen sowohl der lebenden Tiere als auch der gefärbten Schnitte, zeigen eine starke Konzentration der Pinselzellen gerade in diesen drei Kopfregionen, obwohl die Pinselzellen auch auf dem übrigen Körper vereinzelt vorkommen. Dies deutet auf eine Verbreitung der Chemosensibilität auf dem ganzen Körper hin, gleichzeitig aber auch auf das Bestehen eines starken Unterschiedes zwischen chemosensorischer Leistung der Kopf- und Mundregion.

Ausser den Amputationsversuchen bestätigen auch die Versuche mit chemischen Substanzen alle diese Annahme. Vorkommen der Pinselzellen und meine Beobachtungen über ihre Dichte in verschiedenen Körperregionen stimmen mit der Empfindlichkeit der entsprechenden Körperstellen auf chemische Reize überein, wobei wiederum Schwerpunkte bei Fühlern, Rhinophoren und Mundpartie liegen. Die Zuordnung der Pinselzellen zum chemischen Sinn scheint mir danach begründet zu sein.

Zusammenfassung

Der chemische Sinn der Nudibranchier ist bei 16 Arten aus dem Golf von Neapel untersucht worden. Versuche mit 7 verschiedenen Substanzen (S. 1339-1344) und Futterextrakten erweisen Rhinophoren, Labialtentakel und Mundregion als empfindlichste Körperregionen.

Testreihen mit natürlichem Köder unter kontrollierten Licht- und Strömungsbedingungen zeigen die Bedeutung des chemischen Sinnes für die Nahrungssuche bei allen untersuchten Arten.

Amputationen von Rhinophoren und Labialtentakeln bestätigen im allgemeinen die Ergebnisse der chemischen Versuche und zeigen, dass beiden Organen mit der Mundpartie eine Hauptrolle bei der Chemorezeption zufällt. Dieser Befund darf nicht verallgemeinert werden. Bei *Trinchesia granosa* spielen Rhinophoren und Labialtentakel für die Chemorezeption eine untergeordnete Rolle.

Histologische Untersuchungen führen zur Identifikation von zwei Rezeptortypen, den vermutlich taktilen freien Nervenendigungen und vermutlich chemorezeptorischen Pinselzellen.

Résumé

Le sens chimique des Nudibranches a été examiné chez 16 espèces du Golfe de Naples.

Des expériences avec 7 substances différentes (p. 1339-1344) et des extraits de substances alimentaires ont prouvé que les rhinophores, les tentacules labiaux et la région buccale sont les zones les plus sensibles. Des séries de tests avec des amorces naturels sous des conditions contrôlées de lumière et des courants d'eaux ont démontré le rôle du sens chimique dans la recherche de la nourriture.

L'amputation des rhinophores et des tentacules labiaux confirment en général les résultats des expériences et démontrent le rôle principal de ces organes ainsi que de la région buccale dans la chémoréception. Cependant, cette conclusion ne doit pas être généralisée. Chez *Trinchesia granosa*, rhinophores et tentacules labiaux jouent un rôle secondaire dans la chémoréception.

Des recherches histologiques mènent à l'identification de deux sortes de récepteurs: les terminaisons nerveuses libres, probablement siège de perceptions tactiles et les cellules à pinceaux, supposées chémorécepteurs.

Summary

The chemical receptors in Nudibranches are tested in 16 species from the Gulf of Naples.

Experiments with 7 different substances (see p. 1339-1344) and extracts of food prove that rhinophores, labial tentacles and mouth-region are the most sensitive zones.

Serial tests with natural baits under controlled conditions of light and water currents attest the importance of chemical stimuli in the search for food.

Amputation of rhinophores and labial tentacles confirm the results of the

other experiences and prove a first role of these organs combined with the mouth-region in chemoreception. This result must not be generalized: in *Trinchesia granosa*, rhinophores as well as labial tentacles have a secondary role in chemoreception.

Histological examination shows two types of receptors: free nerve-endings, probably responsible for tactile sensations and brush-cells supposed to transmit chemical stimuli.

LITERATURVERZEICHNIS

AGERSBORG, H. P. K. 1922. *Some observations on qualitative chemical and physical stimulations in nudibranchiate Mollusks, with special reference to the role of the „rhinophores"*. J. exp. Zool. 36: 423-444.

— 1925. *The sensory receptors and the structure of the oral tentacles of the nudibranch. Mollusks Hermissenda crassicornis*. Acta zool. 6: 167-182.

ALBRECHT, H. 1962. *Application of Betchaku's silver technic to the Nervous system of a marine Gastropod (Aplysia californica)*. Stain Tech. 37: 255-257.

AREY, L. B. 1917. *The sensory Potentialities of the nudibranch rhinophore*. Anat. Rec. 11: 514-516.

— 1918. *The multiple sensory activities of the so-called rhinophore of Nudibranchs*. Am. J. Physiol. 46: 526-532.

BABA, K. 1937. *Contribution to the knowledge of a nudibranch Okadaia elegans*. Japanese J. Zool. 7: 147-190.

BAECHER, R. 1932. *Die Mikromorphologie von Helix pomatia und einigen anderen Stylommatophoren. Die Sinnesorgane*. Erg. Anat. Entwgesch. 29: 513-523.

BAGLIONI, S. 1913. *Die niederen Sinne*. Handb. vergl. Physiol. von H. WINTERSTEIN 4: 520-553.

BERNHARD, F. 1890. *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches*. Ann. Sci. nat. (7) Zool. IX: 89-404.

BOLL, F. 1869. *Beiträge zu vergl. Histologie des Molluskentypus*. Arch. mikr. Anat. *5*, Suppl. II: 1-108.

BORN, E. 1911. *Beiträge zur feineren Anatomie der Phyllirrhoë bucephala*. Z. wiss. Zool. 97: 105-197.

BRAAMS and GEELEN. 1953. *The preference of some nudibranchs for certain coelenterates*. Arch. néerl. Zool. 10: 241-264.

BROCK, F. 1926. *Das Verhalten des Einsiedlerkrebses Pagurus arrosos Herbst während der Suche und Aufnahme der Nahrung*. Z. Morph. Oekol. Tiere 6 (3).

— 1936. *Suche, Aufnahme und enzym. Aufspaltung der Nahrung durch Buccinum undulatum*. Zoologica 34 (92).

BROWN and NOBLE. 1960. *Function of the Osphradium in Bullia*. Nature London 188: 1045.

BUDDENBROCK, W. 1952. *Vergleichende Physiologie. Sinnesphysiologie*. Bd. 1. Birkhäuser, Basel.

BUERGIN-WYSS, U. 1961. *Die Rückenanhänge von Trinchesia coerulea*. Rev. suisse Zool. 68 (4): 461-582.

BULLOCK, T. H. 1953. *Predator recognition and escape responses of some intertidal gastropods in presence of starfish*. Behaviour 5: 130-140.

Bullock, T. H. and G. A. Horridge. 1965. *Structure and function in the nervous systems of invertebrates.* Freeman & Co., San Francisco and London.

Coan, E. 1964. *A note on the natural history of Pleurobranchaea spec.* Veliger 6: 173.

Cook, E. 1962. *A study of food choices of Rostanga pulchra and Archidoris montereyensis.* Veliger 4: 194-196.

Copeland, M. 1918. *The olfactory reactions and organs of the marine snails Allectrion obsoleta and Busycon canaliculatum.* J. exp. Zool. 25: 177-227.

Crofts, D. R. 1929. *Haliotis.* Proc. Lpool., Biol. Soc. 43: 120-136.

Crozier-Arey. 1919. *Sensory reactions of Chromodoris zebra.* J. exp. Zool. 29: 261-310.

Dakin, W. 1912. *Buccinum.* LMBC Memoirs, Liverpool.

Davis, R. A. and H. J. Fleure. 1903. *Patella.* LMBC Memoirs, Liverpool.

Demal, J. 1955. *Essai d'histologie comparée des organes chémorécepteurs des Gastéropodes.* Mém. Acad. Belg. Sci. 29 (2): 1-82.

Dijkgraaf, S. 1935. *Über Hautlichtempfindlichkeit bei Aplysia limacina.* Zool. Anz. 111: 254-256.

Dreyer, Th. 1910. *Über das Blutgefäss- und Nervensystem der Äolididae und Tritoniadae.* Z. wiss. Zool. 96: 373-418.

Dubois, R. 1890*a*. *Sur la physiologie comparée des sensations gustatives et tactiles.* C. R. Acad. Sci. Paris 110: 473-475.

— 1890*b*. *Sur la physiologie comparée de l'olfaction.* C. R. Acad. Sci. Paris 111: 66-68.

Eales, N. B. 1921. *Aplysia.* LMBC Memoirs, Liverpool 24.

Edmunds, M. 1966. *Protective mechanisms in the Eolidacea.* J. Linn. Soc. (Zool.) 46 (308): 27-72.

Fischel, A. 1908. *Über eine vitale und spezifische Nervenfärbung.* Z. wiss. Mikrosk. 25: 154-157.

Flemming, W. 1869. *Die haartragende Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken.* Arch. mikr. Anat. 5: 415-444.

— 1870. *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken.* Arch. mikr. Anat. 6: 439-472.

— 1884. *Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken.* Arch. mikr. Anat. 23: 141-147.

Fraenkel, G. 1927. *Über Photomenotaxis bei Elysia viridis Mont.* Z. vergl. Physiol. 6: 385-401.

Fraser and Rowell. 1963. *A general method for silvering invertebrate central nervous systems.* Quart. J. Micron Sci. 104: 81-87.

Frings, H. and C. 1965. *Chemosensory bases of food-finding and feeding in Aplysia juliana.* Biol. Bull. 128: 211-217.

Galati-Mosella, R. 1916. *Osservazioni sulla sensibilità chimica dei Molluschi.* Monit. zool. ital. 27: 7-32.

Garnault, P. 1887. *Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans.* Actes Soc. lin. Bordeaux 41: 96-110.

Gicklhorn, J. 1931. *Elektive Vitalfärbungen.* Ergebnisse Biologie 7: 549-685.

Gilchrist, J. D. F. 1898. *Notes on the minute structure of the nervous system of the Mollusca.* J. Linn. Soc. Zool. 26: 179-186.

Graber, V. 1889. *Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe.* Biol. Cbl. 8: 743-754.

Haefelfinger, H. R. 1960. *Catalogue des Opistobranches de la Rade de Villefranche s/Mer et ses environs.* Revue suisse Zool. 67: 323-351.

— 1961. *Hervia costai.* Revue suisse Zool. 68: 207-217.

HAEFELFINGER, H. R. 1961. *Beiträge zur Kenntnis von Peltodoris atromaculata.* Revue suisse Zool. 68:331-343.

— 1962. *Quelques faits concernant la nutrition chez Favorinus branchialis et Stiliger vesiculosus.* Revue suisse Zool. 79: 311-316.

— et R. A. STAMM, 1958. *Limenandra nodosa, un Opistobranche nouveau de la Méditerranée.* Vie Milieu 9 (4): 418-423.

HANCOCK, A. 1852. *Observations on the olfactory apparatus in the Bullidae.* Am. Mag. nat. Hist. 9 (2): 188-190.

HANSTROEM, B. 1925. *Über die sogenannten Intelligenzsphären des Molluskengehirns und die Innervation des Tentakels von Helix.* Acta Zool. Stockh. 6: 183-277.

— 1926. *Einige Experimente und Reflexionen über Geruch, Geschmack und allgemein chemischen Sinn.* Z. vergl. Physiol. 4: 528-544.

— 1928. *Vergl. Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere.* Springer, Berlin.

HECHT, E. 1895. *Contribution à l'étude des Nudibranches.* Mém. Soc. zool. Fr. 8: 539-711.

HENNEGUY, L. F. 1925. *Contribution à l'histologie des Nudibranches.* Arch. Anat. microsc. 21: 400-468.

HENSCHEL, J. 1932. *Untersuchungen über den chemischen Sinn von Nassa reticulata.* Wiss. Meersuntersuch. Abt. Kiel NF 21 (2): 131-160.

HODGSON, E. S. 1955. *Problems in invertebrate chemoreception* .Quart. Rev. Biol. 30: 331-347.

HOFFMANN, H. 1932-39. *Opistobranchia. Teil I.* In BRONN's: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* Leipzig. Band 3: Mollusca: 489-640.

HULBERT and YONGE. 1937. *A possible function of the osphradia in the Gastropoda.* Nature 139: 840-841.

JORDAN, H. 1917. *Die Wahrnehmung der Nahrung bei Aplysia limacina und A. depilans.* Biol. Cbl. 37: 2-9.

KEMPENDORFF, W. 1942. *Über das Fluchtphänomen und die Chemoreception von Helisoma nigricans.* Arch. Moll. 74: 1-27.

KIECKEBUSCH, W. 1953. *Beitrag zur Physiologie des chemischen Sinnes von Helix pomatia.* Zool. Jb. Physiol. 64: 153-183.

KITTEL, R. 1956. *Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn bei den Gattungen Arion und Limax.* Zool. Anz. 157: 185-195.

KOEHLER, O. 1928. *Untersuchungsmethoden der allg. Reizphysiologie und der Verhaltensforschung an Tieren.* Methodik wissensch. Biol. 2: 846-925.

KOHN, A. J. 1961. *Chemoreception in Gastropod Mollusc.* Am. Zool. 1: 291-308.

KOLTHOFF, I. M. 1926. *Der Gebrauch von Farbindikatoren.* J. Springer, S. 143.

KRAUSE, R. 1926. *Enzyklopädie der mikrosk. Technik.* Urban & Schwarzenberg.

MAILLET, M. 1959. *Modification de la technique de Champy au tétraoxyde d'osmium-iodure de potassium.* C. R. Séanc. Soc. Biol. 153: 939-940.

MAZZARELLI, G. 1893. *Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli.* Mem. Soc. ital. Sci. (3) 4.

MERTON, H. 1920. *Untersuchungen über die Hautsinnesorgane der Mollusken.* Abh. Senckenb. naturf. Ges. 36 (4): 449-473.

MEYER, G. F. 1954-55. *Vergleichende Untersuchungen mit der supravitalen Methylenblaufärbung am Nervensystem wirbelloser Tiere.* Zool. Jb. Anat. 74: 339-400.

MICHELSON, E. H. 1960. *Chemoreception in the snail Australorbis glabratus.* Am. J. trop. Hyg. 9: 480-487.

MOQUIN-TANDON, G. 1851. *Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastérop. terrestres et fluviatiles.* Ann. Sci. nat. (3) 15: 151-165.

NAGEL, W. 1894. *Vergleichende physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssin und ihre Organe.* Bibl. Zool. 18: 1-204.

PAINE, R. T. 1963. *Food recognition and predation on Opisthobranchs by Navanax inermis.* Veliger 6: 1-8.

PANTIN, C. F. A. 1946. *Notes on microscopical technique for zoologists.* Univ. Press, Cambridge.

PETERS, A. 1955. *Experiments on mechanism of silver staining.* Quart. J. microsc. Sci. 96: 84-115, 301-315.

PLATE, L. 1924. *Allg. Zool. u. Abstammungslehre.* II Teil. Fischer, Jena.

PRUVOT-FOL, A. 1954. *Mollusques Opisthobranches.* Faune de France. 58. Paris.

RETZIUS, G. 1892. *Das sensible NS der Mollusken.* Biol. Unters. NF 4: 11-18.

— 1895. *Das sensible NS der Mollusken.* Biol. Unters. NF 9: 94-96.

ROMEIS, B. 1948. *Mikroskopische Technik.* Leibniz Verlag. München.

SAMUEL, E. P. 1953. *Towards controllable silver staining.* Anat. Rec. 116: 511-517.

— 1953. *Impregnation and development in silver staining.* J. Anat. 87: 268-277.

SIMROTH, H. 1882. *Über das Geruchsorgan der Permancella olivieri.* Zool. Anz. 5: 472-475.

— 1896-1907. *Prosobranchia.* In BRONN's: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* S. 298-322.

SIMROTH, H. und H. HOFFMANN. 1928. *Pulmonata.* In BRONN's: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* Leipzig. S. 220-232.

SMIDT, H. 1899. *Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix pomatia.* Anat. Anz. 16: 577-584.

— 1900. *Nachtrag zu dem Aufsatze : „Die Sinneszellen der Mundhöhle von H. pomatia".* Anat. Anz. 17: 170-172.

— 1902. *Die intraepithelialen freien Nervenendigungen bei Helix und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen.* Anat. Anz. 20: 495-506.

SPENGEL, J. W. 1881. *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken.* Z. wiss. Zool. 35: 333-383.

SCHMEKEL, L. 1966. *Zwei neue Arten der Familie Cuthonidae aus dem Golf v. Neapel: Trinchesia granosa und Tr. ocellata.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 35: 13-28.

SCHULZ, F. 1938. *Bau und Funktion der Sinneszellen in der Körperoberfläche v. Helix pomatia.* Z. Morph. Ökol. Tiere 33: 555-581.

SCHUT, L. W. 1919. *Recherches sur les fonctions des organes des sens chez un escargot terrestre (Helix aspersa).* Arch. néerl. Physiol. 4: 23-30.

STEHOUVER, H. 1952. *The preference of the slug Aeolidia papillosa for the Sea-Anemone Metridium senile.* Arch. néerl. Zool. 10: 161-170.

STEINMANN, P. 1930. *Vom Orientierungssinn der Tricladen.* Z. vergl. Physiol. 11: 160-172.

STORK, H. A. 1934. *Beiträge zur Histologie und Morphologie des Osphradiums.* Arch. néerl. Zool. 1: 71-99.

TARDY, J. 1962*a*. *Observations et expériences sur la métamorphose et la croissance de Capellinia exigua.* C. R. Acad. Sci. Paris 254: 2242-2244.

— 1962*b*. *Cycle biologique et métamorphose d'Eolidina alderi.* C. R. Acad. Sci., Paris 255: 3250-52.

THOMPSON, T. E. 1958. *Embryology and post-larval development of Adalaria proxima.* Phil. Trans. R. Soc. B 242: 1-58.

— 1962. *Ontogeny of Tritonia hombergi.* Phil. Trans. R. Soc. B 245: 171-218.

— 1964. *Grazing and the life cycles of British Nudibranches.* In: D. J. Crisp, Blackwell, Oxford, in Grazing in terrestrial and marine environments, Oxford.

TRINCHESE, S. 1878. *Anatomia e fisiologia della Spurilla neapolitana.* Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna (3) 9.

— 1881. *Aeolididae e famiglie affini del porto di Genova.* Mem. Sci. fis. mat. nat. 11.

VAN CAMPENHOUT, E. 1953. *An ammoniated silver carbonate technic for nervous structures in mounted paraffin sections.* Stain Tech. 28: 195-200.

VAN HAAFTEN and VERWEY. 1960. *The role of water currents in the orientation of marine animals.* Arch. néerl. Zool. 13: 493-499.

WOELPER, Ch. 1950. *Das Osphradium der Paludina vivipara.* Z. vergl. Physiol. 32: 272-286.

WREDE, W. L. 1929. *Versuche über die Chemoreception bei Eupagurus bernhardus.* Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. I. 21: 109-112.

ZIESMER, Ch. 1951-52. *Eine Verbesserung der Silberimprägnierung nach Bodian.* Z. wiss. Mikrosk. 60: 57-59.